ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 70

9

СЕНТЯБРЬ



«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1985

Журнал основан в 1916 г.

Издается 12 раз в год

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Н. П. Кизим* и *С. И. Семиглазова*

Сдано в набор 7.06.85. Подписано к печати 17.09.85. М-28042. Формат бумаги 70×108¹/₁₆.
Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 13.13.
Усл. кр.-отт. 13.57. Уч. изд. л. 15.12. Тираж 2176. Тип. зак. 526.

Ордена Трудового Красного Знамени
издательство «Наука», Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия,
«Ботанический журнал». [illegible]

УДК 581.162.1 : 582.28 : 576.1

А. Е. Васильев

О ПРИМИТИВНЫХ ЧЕРТАХ ОРГАНИЗАЦИИ ГРИБНОЙ КЛЕТКИ И ПРОИСХОЖДЕНИИ ЭВКАРИОТОВ

A. E. VASSILYEV. ON THE PRIMITIVE FEATURES OF FUNGAL CELL ORGANIZATION AND THE ORIGIN OF EUKARYOTES

Рассмотрены современные представления о происхождении, составе и положении грибов в макросистеме живых организмов. Показано, что грибы (аско-, базидио-, дейтеро-, зигомицеты и лишайники) следует рассматривать как самостоятельное царство эвкариотов. Приводятся данные (главным образом ультраструктурные), свидетельствующие в пользу «грибной гипотезы» происхождения эвкариотов (Cavalier-Smith, 1981a, b). Сделан вывод, что клетка грибов по ряду признаков сходна с прокариотической клеткой. В качестве альтернативы экзоцитозу грибы сохранили механизмы образования веществ оболочки и секреции белков, свойственные прокариотам. Аппарат Гольджи, находящийся у грибов в зачаточном состоянии — в виде одиночных цистерн Гольджи, не является обязательным компонентом грибной клетки. Эндомембранная система — эндоплазматический ретикулум и аппарат Гольджи — у грибов не полностью выполняют функции, присущие этим компонентам у других эвкариотов. Грибы, по-видимому, являются самыми примитивными и древними из ныне живущих эвкариотов.

Происхождение эвкариотов ввиду отсутствия достоверных палеонтологических данных является предметом разногласий. Мы можем только гадать, что представлял собой исходный эвкариотический организм — лишенное клеточной оболочки амебоидное гетеротрофное (бесцветное) питающееся путем фагоцитоза протозоа (Маргелис, 1983; McQuade, 1983) или фототрофную (пигментированную) одноклеточную с оболочкой неподвижную водоросль, например красную (Allsopp, 1969) или какой-то иной, необычный, полностью вымерший организм (Edwards, 1976; Jeffrey, 1982).

Мы не знаем, в какой последовательности, однократно или несколько раз, возникали такие отсутствующие у прокариотов кардинальные процессы, как деление ядра, фагоцитоз, экзоцитоз, половое размножение, и такие структуры, как митохондрии, хлоропласты и жгутики. Мы не можем точно узнать, один или несколько раз миллиард лет назад возникала сама эвкариотическая клетка. Пока что чаще всего говорят об однократном ее возникновении, т. е. о монофилии эвкариотов, монофилии митохондрий, моно- или дифилии хлоропластов, об однократном акте возникновения жизни вообще (Leedale, 1974; Jeffrey, 1982; Маргелис, 1983; McQuade, 1983, и др.), хотя имеются и другие высказывания (Pearson, 1983). Большинство исследователей развивают представление о постепенной трансформации прокариотической клетки в эвкариотическую в результате нескольких актов симбиогенеза.

В большинстве последних классификаций организмов грибы рассматриваются не как растения, а как резко отличное от них особое царство эвкариотов — *Fungi*, реже — *Mycobiota* (Jeffrey, 1982), или *Mycetalia* (Тахтаджян, 1973). В это царство в качестве таксонов различного ранга — подцарств и отделов — включают традиционно относимые к «низшим грибам» зигомицеты, а также аскомицеты, базидиомицеты, дейтеромицеты и лишайники. Некоторые авторы (Edwards, 1976; Сидорова, Тарасов, 1980; Jeffrey, 1982, и др.) в царстве грибов рассматривают и хитридиомицеты, несмотря на их важное отличие от других грибов — существование подвижной (со жгутиком) стадии и образова-

ние типичного аппарата Гольджи. Л. Маргелис (1983) включает их, как и другие грибоподобные организмы, в сборное (формальное) царство *Protoctista*.

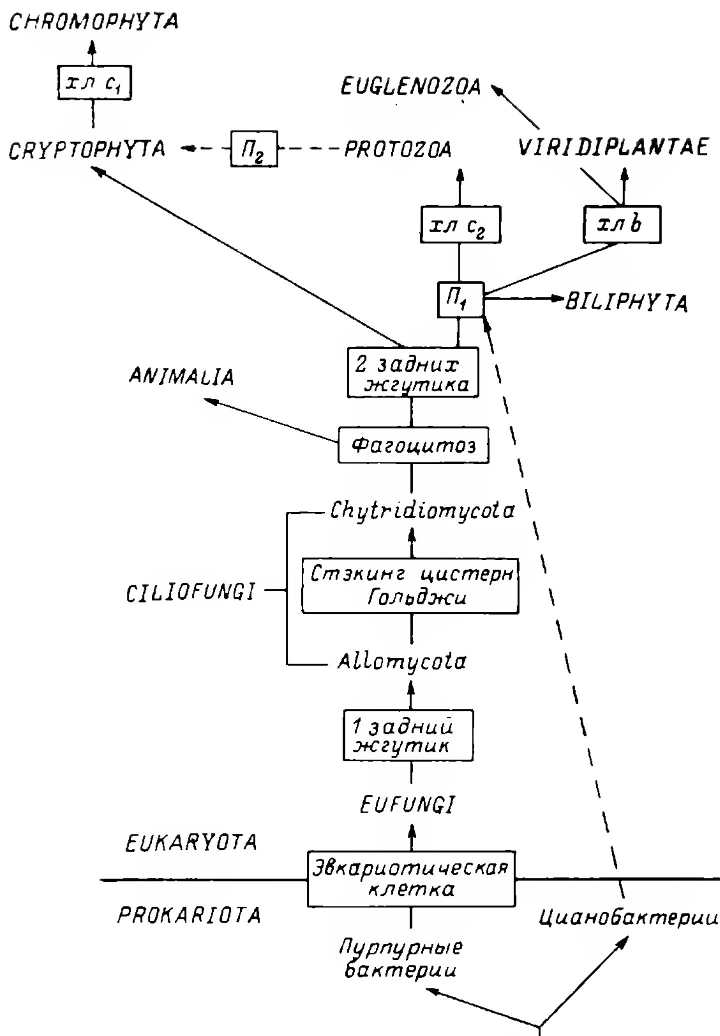
Оомицеты, а также гифохитридиомицеты, а иногда и лабиринтуловые чаще всего трактуют как уклонившуюся от водорослей ветвь, близкую к *Chrysophyta*; P. Edwards (1976) рассматривает их как самостоятельное второе царство грибов — *Fungi*-2, а C. Jeffrey (1982) помещает их в составе подцарства *Chromobionta* в царство растений *Phycobiota*. Слизевики (миксомицеты, клеточные слизевики и плазмодиофоровые) по ряду признаков (фаготрофности, отсутствующей у других грибоподобных организмов, способности к амебоидному движению, ультраструктуре) считаются близкими к протозоа. Они трактуются как таксоны разных рангов в составе царства (или подцарства) протистов, несмотря на то что некоторые из них, как и грибы, образуют плодовые тела со спорами, так как это — результат конвергенции.

Мнения о происхождении грибов в современной их трактовке весьма противоречивы. Один из крупнейших современных систематиков грибов J. A. von Arx прямо признает, что предки зигомицетов, аскомицетов и базидиомицетов ему неизвестны (Arx e. a., 1982). Почти во всех схемах (см., например, Klein, Cronquist, 1967; McQuade, 1983) грибы рассматривают как тупиковую ветвь, берущую начало в нижней части ствола филогенетического древа эвкариотов.

Традиционно считалось, что грибы произошли от одноклеточных водорослей, из чего следовало, что их беспластидное состояние вторично, результат редукции хлоропластов. Мнение о происхождении грибов от красных водорослей (предков флоридей) в результате утраты хлоропластов разделяют и даже развивают сейчас целый ряд исследователей (Demoulin, 1974; Kohlmeyer, 1975; Гарибова, 1980; Heath e. a., 1982; Pearson, 1983, и др.). Edwards (1976) выводит его царство *Fungi*-1 не из тупикового (по его мнению) царства *Erytrobionta* (*Rhodophyta*), а из *Chlorobionta* (из эвгленовых), а *Fungi*-2 — из царства *Ochrobionta* (*Chrysophyta*, *Cryptophyta* и др.). По J.-P. Corliss (1981), начало грибам, а также растениям и животным дали двужгутиковые фитофлагелляты, в частности эвгленовые.

Другая распространенная точка зрения — грибы произошли от голозойных гетеротрофных жгутиковых простейших — зоофлагеллят (Тахтаджян, 1973; Гарибова, 1980; Маргелис, 1983; McQuade, 1983, и др.), т. е. от одноклеточных организмов, лишенных оболочки и хлоропластов. По мнению А. Л. Тахтаджяна (1973), грибы стоят ближе к животным, чем к растениям. По A. B. F. McQuade (1983), грибы могли возникнуть на филогенетическом древе эвкариотов из голозойных двужгутиковых протозоа несколько ниже узла, давшего начало метазоа и метафитам. Наконец, в многоцарственных макросистемах G. F. Leedale (1974) и T. Cavalier-Smith (1981a, b и др.) грибы выводятся непосредственно из прокариотов. Ниже я остановлюсь на макросистеме последнего автора. Хотя позднее он от нее и отказался (Cavalier-Smith, 1983), она, с моей точки зрения, в приложении к грибам является наиболее интересной и аргументированной ультраструктурными данными, которым сейчас придается большое значение в филогенетических построениях ввиду их консервативного характера, независимости от условий среды.

При обосновании этого своего варианта макросистемы Cavalier-Smith считал, что «корнем» филогенетического древа эвкариотов являются грибы, имеющие самую простую (первично простую) структуру клеток из всех эвкариотических организмов. Все остальные группы ядерных организмов развивались из грибов по пути возрастания сложности клеточной структуры. Cavalier-Smith считает, что первичные эвкариоты были неподвижными осмотрофами и что такие сложные в структурном и функциональном отношениях энергозависимые процессы, как фагоцитоз и амебоидное или жгутиковое движение, — продвинутые признаки, которых анцестральные эвкариоты были лишены. Эвкариотическая клетка возникла из факультативно аэробной почкующейся пурпурной бактерии путем компартиментации ее цитоплазмы инвагинациями плазмалеммы, в результате которой образовались митохондрии и эндомембранная система (симбиотическое происхождение митохондрий автор отрицает, хлоропластов — признает). За этим следовало возникновение экзоцитоза и транспорта образу-



Филогенетическое древо из 9 эвкариотических царств, по T. Cavalier-Smith (1981a).
$П_1$, $П_2$ — два акта симбиогенеза хлоропластов.

ющихся в цитоплазме пузырьков с помощью актиновых микрофиламентов и микротрубочек. Пузырьки и экзоцитоз возникли как механизм образования веществ клеточной оболочки. На основании этого Cavalier-Smith пришел к выводу, что легче всего перейти от бактериальной к эвкариотической клетке, если допустить, что последняя принадлежала факультативно аэробной почкующейся дрожжеподобной грибной клетке. Отсутствие у грибов жгутиков и центриолей, их беспластидное состояние, абсорбтивный гетеротрофный способ питания — признаки примитивные, исходные, а не вторичные, результат редукции. Аско- и базидиомицеты синтезируют более узкий круг полиненасыщенных жирных кислот, чем все остальные эвкариоты. К числу других важных примитивных признаков грибов, по мнению автора, относится отсутствие стэкинга цистерн у диктиосом аппарата Гольджи, что исключает взаимодействие цистерн друг с другом. Для грибов характерны не диктиосомы, а лишь одиночные цистерны Гольджи.

В рассматриваемой макросистеме Cavalier-Smith 9 царств эвкариотов: 2 грибных, 4 растительных, 1 животных, а также царства протозоа и эвгленовых (см. рисунок). В царство грибов *Eufungi*, находящееся в основании филогенетического древа эвкариотов, он включил зигомицеты, аско- и базидиомицеты, дейтеромицеты, лишайники, а также часть хитридиомицетов. Представители цар-

ства *Ciliofungi* (хитридиомицеты) родственны грибам по отсутствию фагоцитоза, наличию хитина, строению митохондрий (пластинчатые кристы), но отличаются от них по наличию подвижных клеток с одним задним жгутиком без мастигонем. Хитридиевые ближе к животным (которые, как и они, содержат хитин, а их сперматозоиды движутся с помощью одного заднего жгутика без мастигонем), чем к протозоа, как полагают некоторые авторы. Оомицеты, гифохитридиомицеты и лабиринтуловые входят в состав царства *Chromophyta* в качестве подотдела *Phycomycota* отдела *Heteroconta*, а слизевики — в царство *Protozoa*.

Следует сказать, что гипотеза о происхождении грибов непосредственно из прокариотов не нова. Еще К. С. Мережковский (1909) в своей трехцарственной макросистеме выводил аско- и базидиомицеты из бактерий, считая, что грибы стоят к ним гораздо ближе, чем ко всем остальным организмам.

Грибы несомненно принадлежат к низшим эвкариотам. Об этом свидетельствуют многие примитивные черты организации их клеток, часть которых сходна с чертами прокариотов.

Так, ядро у грибов чрезвычайно мелкое (1—3 мкм), в 10 раз мельче, чем у растений и животных (Камалетдинова, Васильев, 1982). Правда, мелкие (2—5 мкм) ядра характерны и для большинства водорослей (Ettl, 1980), однако специфическими особенностями ядер грибов являются очень небольшой размер генома (малое количество ДНК на ядро) и слабое его варьирование у разных представителей грибов (Ullrich, Ruper, 1977). При этом лишь очень небольшая часть генома грибов содержит повторяющиеся последовательности ДНК. Это находит свое отражение в однотипности и своеобразии строения содержимого ядер — оно почти лишено конденсированного хроматина (Камалетдинова, Васильев, 1982).

Примитивным признаком ядер грибов является их поведение при делении — сохранение ядерной оболочки (закрытые митоз и мейоз), деление ядра перетяжкой, сохранение ядрышка при митозе, частое отсутствие метафазной пластинки хромосом или вообще отсутствие конденсации хромосом при делении ядра, небольшое число микротрубочек веретена. В отличие от животных и растений у грибов при переходе ядра к делению по полюсам будущего веретена появляются два так называемых полярных тельца разнообразной морфологии, характерной для определенных таксонов. Они служат центрами организации полярных микротрубочек веретена и звезды (Heath, 1981; Камалетдинова, Васильев, 1982, и др.). J. D. Pickett-Heaps (1975) считает, что эти тельца дали начало центриолям.

Примитивным признаком следует, вероятно, считать и чрезвычайно широкое варьирование (Heath, 1980) ультраструктурных изменений ядер грибной клетки в ходе их деления у разных таксонов — подтверждение того, что у грибов наблюдалось эволюционное экспериментирование при «отработке» этого процесса. Цитокинез у грибов происходит, как и у большинства эвкариотов, за исключением высших растений и немногих водорослей, путем бороздования — образования плазмалеммой складки в виде валика, которая врастает центростремительно внутрь клетки. Примитивным признаком цитокинеза, который характерен только для прокариотов (Kunkel, 1984) и немногих водорослей (Pickett-Heaps, 1975; Ettl, 1980), следует считать одновременное с ростом плазмалеммы (а не последующее) отложение веществ клеточной оболочки в растущую складку, начиная от оболочки материнской клетки. В отличие от других организмов (за исключением красных и бурых водорослей) у грибов в центре образовавшейся при цитокинезе перегородки (септы) обычно остается пора, через которую протопласты сестринских клеток сообщаются между собой. Такие септальные поры образуются и у цианобактерий, правда, у них пора в конце концов закрывается (Седова, 1977). У большинства аскомицетов цитокинез не строго фиксирован, так как он не связан с ядерными делениями (Gull, 1978; Камалетдинова, Васильев, 1982, и др.), что также следует считать примитивным признаком.

Как показывает анализ литературы (Cole e. a., 1979; Gooday, Trinci, 1980), клеточная оболочка грибов по химическому составу и строению ближе к оболочке бактериальной клетки (Rogers e. a., 1980), чем к клеточной оболочке

других эвкариотов. Она состоит из двух фаз — кристаллических микрофибрилл хитина и аморфного матрикса из полисахаридов, белков и других веществ (в частности меланина). Все компоненты оболочки бактерий аморфны (Rogers e. a., 1980), однако в составе септ и споролермы дейтеромицета *Trichophyton mentagrophytes* $^1/_3$ хитина находится в нефибриллярном состоянии. Более того, имеются данные (Pollack e. a., 1983), что в интактной оболочке весь хитин может быть в аморфном состоянии. У водорослей же и высших растений целлюлозные микрофибриллы оболочки всегда кристаллические (Preston, 1974). В поверхностном слое конидий, базидиоспор и зигоспор грибов обнаружены весьма своеобразные стержневидные структуры длиной 90—600 нм, располагающиеся группами параллельно друг другу и состоящие, вероятно, из склеропротеина; такие же структуры обнаружены и у некоторых бактерий.

Типичные плазмодесмы, характерные для растений, в оболочке клеток грибов отсутствуют. Однако у единичных видов зигомицетов и дрожжей септы иногда пересекались очень узкими (7.5—10 нм) темными линиями, которые авторы (Hawker e. a., 1966) приняли за плазмодесмы. Сходные структуры (но диаметром 20 нм) видны на снимках в статье J. E. Ramberg с соавторами (1980) на месте септальной поры и в перегородках промицелия *Ustilago maydis*. Как показывает анализ представленных авторами снимков, эти структуры не являются типичными плазмодесмами (лишены центрального стержня, слишком узкие), а очень сходны с так называемыми микроплазмодесмами в перегородках цианобактерий (Bold, Wynne, 1978).

Сходство с бактериями наблюдается у большинства аскомицетов в механизме отграничения спор. У этих грибов (Камалетдинова, Васильев, 1982), как и у бактерий (Rogers e. a., 1980; Dawes, 1981), будущие споры отграничиваются в цитоплазме (эндогенно) двумембранной цистерной, происходящей из инвагинировавшей плазмалеммы. После отрыва от плазмалеммы в пространство между двумя мембранами этой цистерны откладываются вещества споролермы. Разница состоит в основном в том, что у бактерий ядерный материал делится между спороплазмой и эпиплазмой, а у аскомицетов он целиком поступает в будущие споры (эпиплазма остается безъядерной).

Как и у бактерий, вторичная оболочка клеток у грибов может откладываться снаружи от первичной (Gooday, Trinci, 1980; Rogers e. a., 1980; Rosing, 1982); у всех остальных эвкариотов с клеточной оболочкой она всегда откладывается внутрь от первичной.

В отличие от высших растений и водорослей одним из наиболее важных запасных веществ у грибов является не крахмал, а гликоген. Он образуется также и у бактерий (Bold, Wynne, 1978). Цитоплазматические рибосомы у грибов по размеру занимают промежуточное положение между рибосомами бактерий и остальных эвкариотов (Russell, Wilkerson, 1980).

Одним из важнейших приобретений эвкариотической клетки, имеющим такое же значение, как и образование оформленного ядра, является образование у нее эндомембранной системы в виде эндоплазматического ретикулума (ЭР) и аппарата Гольджи. Эндомембранные компоненты — цистерны, трубочки, пузырьки и вакуоли, отсутствующие у прокариотов, резко увеличивают эффективность метаболических систем клетки, участвующих прежде всего в синтезе, внутриклеточном транспорте и секреции макромолекул — полисахаридов и белков матрикса оболочки клеток и слизи, а также гидролитических ферментов, выделяемых в наружную среду.

Клеточным компонентом, ответственным за синтез и секрецию полисахаридов, у эвкариотов, как известно, служит аппарат Гольджи, состоящий из одной, нескольких или многих диктиосом, продуцирующих секреторные (а также и другие) пузырьки. Диктиосомы состоят из стопки параллельных и близко друг к другу расположенных (стэкинг) агранулярных цистерн, от краев которых отчленяются ограниченные мембраной пузырьки Гольджи. Обычно диктиосомы построены полярно: на одном (секреторном) полюсе цистерны в основном продуцируют пузырьки, на другом (регенерационном) происходит сборка цистерн. В клетках многих водорослей и животных она осуществляется за счет латерального слиния так называемых промежуточных пузырьков, отчленяющихся от расположенной поблизости от регенерационного полюса цистерны

ЭР или ядерной оболочки. Аморфные полисахариды синтезируются в цистернах диктиосом и пузырьках Гольджи. Последние мигрируют к поверхности протопласта, ограничивающая их мембрана анастомозирует с плазмалеммой, а содержимое оказывается вне протопласта (секреция путем экзоцитоза). Мембрана пузырьков Гольджи пополняет плазмалемму, что важно для растущих клеток. Между интенсивностью синтеза и секреции полисахаридов и активностью аппарата Гольджи наблюдается прямая корреляция (Васильев, 1977). В период интенсивного продуцирования полисахаридов аппарат Гольджи переходит в состояние гиперсекреции: диктиосомы и секреторные пузырьки становятся преобладающими компонентами цитоплазмы. Важно подчеркнуть, что эта закономерность характерна для всех эвкариотов, в том числе и для красных водорослей (Young, 1978) — одного из традиционно предполагаемых предков грибов.

Для грибов также получены ультраструктурные данные об участии пузырьков в отложении веществ оболочки путем их экзоцитоза. Так, в кончиках растущих апикальным ростом гиф ряда грибов было обнаружено так называемое апикальное тельце — скопление пузырьков, диаметр которых варьировал в зависимости от систематической принадлежности гриба от 15 до 120 нм (Grove, 1978; Khan, 1978; Thielke, 1978; Najim, Turian, 1979; Howard, 1981, и др.). Наблюдались картины включения содержимого апикальных пузырьков в оболочку апекса гиф путем экзоцитоза. В некоторых случаях пузырьки и картины их экзоцитоза были обнаружены и в интенсивно растущих сумках и спорах аскомицетов, в базидиях, стеригмах и базидиоспорах базидиомицетов (McLaughlin, 1973, 1977; Камалетдинова, Васильев, 1982, и др.). Часто пузырьки в клетке по характеру содержимого были двух типов — прозрачные и электронно-плотные, фибриллярно-гранулярные. Последние обнаруживали цитохимическую реакцию на аморфные полисахариды (McLaughlin, 1973, 1974; Khan, 1978; Dargent e. a., 1982). На основании этого было высказано предположение (McLaughlin, 1974), что пузырьки одного типа синтезируют и транспортируют в оболочку полисахариды, а пузырьки другого типа — структурные белки матрикса оболочки и гидролитические ферменты, пластифицирующие растягивающуюся в апексе гифы оболочку, а также ферменты синтеза хитина, происходящего на плазмалемме.

Однако источник секреторных пузырьков, характерный для остальных эвкариотов, — диктиосомы, у грибов отсутствует. Правда, у них описаны своеобразные так называемые одиночные цистерны Гольджи, отличные от элементов ЭР. На ультратонких срезах они имеют вид перфорированных окнами замкнутых колец, подковок или плоских амебоидных структур, отчленяющих пузырьки (McLaughlin, 1973, 1974; Khan, 1978; Howard, 1981; Dargent e. a., 1982; Камалетдинова, Васильев, 1982, и др.). Было показано (McLaughlin, 1973; Dargent e. a., 1982), что по строению и толщине мембраны цистерн Гольджи и продуцируемых ими пузырьков, как и у растений, отличаются от ретикулярных мембран и близки к плазмалемме. Одиночные цистерны Гольджи давали положительную цитохимическую реакцию и на маркерные ферменты диктиосом (Dargent e. a., 1982).

На основании всех этих данных всеобщее распространение получило мнение, что, как и у остальных эвкариотов, у грибов аморфные полисахариды (матрикса оболочки, а также слизи) синтезируются в аппарате Гольджи (цистернах и секреторных пузырьках) и секретируются путем экзоцитоза, а мембрана пузырьков пополняет плазмалемму и таким образом обеспечивает увеличение ее поверхности в растущей гифе. Эта точка зрения взята на вооружение и Cavalier-Smith (1981a, b) при разработке его «грибной гипотезы» происхождения эвкариотов.

Однако цистерны Гольджи обнаружены в клетках далеко не всех изученных грибов, а в тех случаях, когда они встречались, число их было несравненно меньшим, чем число диктиосом в клетках других многоклеточных организмов в период секреции. Так, их, по-видимому, нет у ржавчинных грибов (Littlefield, Heath, 1979), у ряда зигомицетов (Moss, Lichwardt, 1977), у мучнисторосиого гриба *Erysiphe pisi* (Martin, Gay, 1983). Среди дискомицетов у одних видов они встречались в растущих сумках и спорах, а также в стерильных эле-

ментах апотециев, у других отсутствовали (Камалетдинова, Васильев, 1982). Характерно, что у *E. pisi* применение цитохимии на маркерные ферменты аппарата Гольджи давало отрицательную реакцию (Martin, Gay, 1983), а в вегетативных гифах хитридиомицета *Allomyces javanicus*, лишенных цистерн Гольджи, положительную реакцию на эти ферменты давали только некоторые элементы ЭР (Feeney, Triemer, 1979). Во многих работах, посвященных ультраструктуре растущих (т. е. синтезирующих вещества оболочки) клеток грибов, о цистернах Гольджи ничего не говорится, их нет и на представленных снимках цитоплазмы. Маловероятно, чтобы такие своеобразные структуры ускользнули от внимания исследователей, особенно в том случае, когда они изучали механизм образования оболочки. Следует также отметить, что иногда цистерны Гольджи появлялись в то время, когда секреция полисахаридов прекращалась (Камалетдинова, Васильев, 1982), или после того, когда пузырьки уже имелись, точнее при появлении цистерн в цитоплазме в дополнение к первым возникали пузырьки другого типа (McLaughlin, 1977).

Таким образом, можно утверждать, что в отличие от диктиосом клеток остальных эвкариотов одиночные цистерны Гольджи не являются обязательным компонентом грибной клетки. В тех случаях, когда они все же образуются, между их числом и активностью в образовании пузырьков, с одной стороны, и интенсивностью синтеза и секреции макромолекул, с другой, прямая связь обычно не наблюдается.

Некоторые авторы (Roos, Turian, 1977; Schrantz, 1977; Littlefield, Heath, 1979, и др.), обнаружившие в клетках исследованных ими грибов пузырьки, но не нашедшие одиночных цистерн Гольджи, предполагают, что пузырьки отчленяются элементами ЭР. Однако следует отметить, что содержимое ретикулярных элементов в отличие от содержимого пузырьков не давало положительной цитохимической реакции на полисахариды (McLaughlin, 1974). В редких случаях (кончики вегетативных гиф *Sclerotinia fructigena*) ниже апикального тельца наблюдали небольшие группы пузырьков при отсутствии цистерн Гольджи (Najim, Turian, 1979). Можно предположить, что здесь пузырьки образуются непосредственно в гиалоплазме, их мембрана собирается из находящегося в гиалоплазме пула мембранных субъединиц.

Важно подчеркнуть, что число секреторных пузырьков в растущих клетках разных грибов очень сильно варьировало и не всегда коррелировало с ростом и интенсивностью образования веществ оболочки: оно могло не уменьшаться при прекращении роста, возрастать при его ослаблении и т. д. В растущих сумках и базидиях, а также в спорах часто встречались всего по 1—2 секреторных пузырька на срез клетки, и даже там, где сформировалось апикальное тельце, число пузырьков в нем было несравненно меньше (иногда не более 20 на срез), чем, скажем, в кончиках растущих, как и клетки грибов, апикальным ростом пыльцевых трубок и корневых волосков высших растений и ризоидов водорослей, у которых были сотни пузырьков. И у одиночных цистерн Гольджи пузырьков встречается всегда значительно меньше, чем в зоне диктиосом у других организмов. В то же время грибы характеризуются весьма высокой скоростью роста клеток, очень быстрым образованием спор с толстой оболочкой по сравнению с другими организмами. Так, пыльцевые трубки у видов *Ribes* растут по столбику длиной не более 3 мм в течение 2 суток (Al-Jaru, Stösser, 1983), тогда как вегетативные гифы *Ascodesmis sphaerospora*, растущие со скоростью 9 мкм/мин (Brenner, Carroll, 1978), преодолевают это расстояние за 5.5 ч.

У грибов, за исключением немногих зигомицетов, не наблюдается пузырьков и картин экзоцитоза в чрезвычайно быстро растущих септах (Камалетдинова, Васильев, 1982).

Напрашивается вывод, что в любом случае образующегося у грибов числа пузырьков недостаточно для обеспечения роста оболочки и плазмалеммы за счет экзоцитоза.

У прокариотов эндомембранная система, секреторные пузырьки и экзоцитоз отсутствуют (Stanier, 1970), рост плазмалеммы при росте и делении клеток происходит за счет субъединиц мембранного материала, образующихся в цито-

плазме; сама плазмалемма осуществляет синтез всех веществ клеточной оболочки и слизи. Из приведенного выше следует, что и у грибов по крайней мере часть плазмалеммы образуется путем самосборки и часть веществ матрикса оболочки и слизи синтезируется самой этой мембраной без участия внутриклеточных мембран и экзоцитоза. Иными словами, грибы еще не утратили полностью свойств, присущих плазмалемме только прокариотических клеток, но уже приобрели свойства, характерные только для клеток эвкариотов. Плазмалемма грибной клетки сохранила свойство полифункциональности, характерное для плазмалеммы прокариотической клетки, и не стала полностью специализированной, как плазмалемма клеток остальных эвкариотов. Удельный вес экзоцитоза пузырьков в секреции макромолекул и построении плазмалеммы у разных представителей грибов колеблется.

В отличие от цистерн Гольджи элементы ЭР присутствуют в клетках всех грибов на всех этапах их жизненного цикла. Однако степень развития и тип ЭР (гранулярный, агранулярный) варьируют у разных грибов в функционально однотипных клетках и клетках одной и той же гифы. Анализ обширной литературы по ультраструктуре развивающихся базидий и сумок, а также спор показывает (см. Камалетдинова, Васильев, 1982), что у одних представителей грибов в них довольно сильно развит гранулярный ЭР (в клетках остальных эвкариотов ответственный за синтез секреторных белков), у других грибов — агранулярный, ответственный за синтез липофильных веществ (Васильев, 1977), у третьих ЭР почти нет. Количество его может увеличиваться при предполагаемом снижении активности грибной клетки и уменьшаться при ее повышении (например, при переходе к образованию спор). Таким образом, у грибов отсутствует характерная для остальных эвкариотов корреляция между интенсивностью синтеза и секреции макромолекул или липофильных веществ и степенью развития ЭР, в котором эти процессы происходят.

В клетках грибов в культуре in vitro в период интенсивной секреции белков в среду цистерноидный гранулярный ЭР — основной компонент синтеза секреторных белков у других эвкариотов — развит слабо. Секреторные пузырьки с белками у одних видов грибов обнаружены, у других отсутствуют, и путь секреции белка остается неизвестным (Matile, 1975).

Хитридиомицеты резко отличаются от настоящих грибов по ультраструктуре тем, что клетки некоторых из них, в частности *Chytridium confervae* (Taylor, Fuller, 1981), содержат типичные диктиосомы, связанные с цистерной ЭР или ядерной оболочкой промежуточными пузырьками, полярно построенные и продуцирующие большое число секреторных пузырьков Гольджи, которые могут принимать участие в образовании мембраны борозды дробления при зооспорогенезе. Анализ обширной литературы по этой группе организмов показывает, что у них наблюдается широкое варьирование в развитии аппарата Гольджи. Так, у многих представителей порядка *Blastocladiales* цистерны Гольджи и диктиосомы полностью отсутствуют, иногда нет и секреторных пузырьков; у некоторых, по данным C. J. Lucarotti и B. A. Federici (1984), наблюдаются только одиночные цистерны Гольджи. В клетках немногих хитридиомицетов на месте цистерн Гольджи встречается небольшая группа пузырьков. Однако, по-видимому, для большинства представителей этих организмов характерны диктиосомы. У многих видов они «диффузные» (цистерны располагаются не параллельно друг другу и не на фиксированном расстоянии), лишены полярности, почти не образуют секреторных пузырьков, не связаны с элементами ретикулума (Lange, Olson, 1979), а лишь у немногих, как у уже упомянутого *Chytridium*, — типичные для клеток остальных эвкариотов. Число диктиосом в клетке небольшое (чаще всего 1—2), при этом они могут занимать фиксированное положение. Иногда они встречаются не на всех этапах жизненного цикла клетки: могут наблюдаться во время зооспорогенеза, но отсутствовать в зрелых зооспорах, появляться после образования цисты, т. е. тогда, когда секреция веществ оболочки уже закончена. В целом содержание и размер пузырьков у хитридиомицетов больше, чем у грибов. Как правило, цитокинез у них происходит за счет экзоцитоза пузырьков, мембрана которых встраивается в мембрану растущей борозды дробления. В продуцировании секреторных пузырьков, вероятно, могут участвовать и элементы ЭР.

Из всего сказанного можно предположить, что одиночные цистерны Гольджи клеток грибов были исходной в эволюционном становлении диктиосом и аппарата Гольджи в целом структурой (зачаточной формой аппарата Гольджи). В этой связи интерес представляют опыты с обладающим типичными диктиосомами протистом Amoeba proteus (Flickinger, 1981). У энуклеированных амеб диктиосомы полностью исчезали, а после трансплантации ядер наблюдалась их регенерация. При этом через 30 мин появлялись (вне связи с элементами ЭР) одиночные цистерны Гольджи, сходные с теми, которые характерны для клеток грибов; через 1 ч в них обнаруживали свойственный диктиосомным цистернам продукт цитохимической реакции, и затем восстанавливалась типичная структура диктиосом.

Хитридиомицеты, вероятно, сделали значительный прогрессивный шаг в эволюции эндомембранной системы клетки по сравнению с грибами, выражающийся в появлении у них типичного аппарата Гольджи и усилении роли экзоцитоза, а следовательно, и в большей специализации мембран. Стэкинг цистерн при становлении диктиосом, возможно, играет ту же роль, что и стэкинг тилакоидов в гранах при эволюции хлоропластов. Клетки хитридиомицетов по эволюционному уровню мембран занимают промежуточное положение между клетками грибов и остальных эвкариотов. И размер генома у них больше, чем у грибов (Ullrich, Raper, 1977), поэтому более вероятно, что хитридиомицеты произошли от грибов, а не наоборот.

Из вышесказанного можно сделать следующее заключение.

Клетки грибов по целому ряду признаков сходны с клетками прокариотов. Эти признаки — механизм отложения веществ оболочки в септу при цитокинезе, механизм образования спор (у аскомицетов), химический состав и строение клеточной оболочки, тип запасных веществ, размер генома.

К примитивным признакам ультраструктуры грибной клетки следует отнести чрезвычайно широкое варьирование изменений ядер при делении и (у аскомицетов) отсутствие связи цитокинеза с митозом. Хотя у грибов, как и у остальных эвкариотов, и наблюдается экзоцитоз секреторных пузырьков (отсутствующий у прокариотов), он развился не настолько, чтобы обеспечить пополнение растущей плазмалеммы, внутриклеточный транспорт и секрецию всех макромолекул (полисахаридов и белков), выделяемых клеткой. Остается предположить, что в качестве альтернативы экзоцитозу грибы сохранили механизмы образования веществ оболочки и секреции белков, свойственные прокариотам.

Хотя у грибов и образовались присущие всем эвкариотам компоненты эндомембранной системы — ЭР и аппарат Гольджи, они еще полностью не взяли на себя выполнение характерных для них функций. Аппарат Гольджи находится у грибов в зачаточном состоянии — не в виде диктиосом, а в форме одиночных цистерн Гольджи. Цистерны Гольджи не являются обязательным компонентом грибной клетки, как диктиосомы у остальных эвкариотов, так как встречаются далеко не у всех грибов, а у тех, где они образуются, эффективность их функционирования обычно оказывается недостаточной, чтобы обеспечить в полной мере продуцирование экзоцитозных пузырьков, необходимое для поддержания характерных для грибов чрезвычайно быстрого роста клеток и интенсивной секреции макромолекул. Поэтому для обеспечения роста поверхности плазмалеммы и образования веществ оболочки, секреции других веществ (прежде всего экзоферментов) у грибов должен существовать наряду с экзоцитозом альтернативный механизм, осуществляющий эти процессы, скорее всего такой, который свойствен прокариотической клетке.

Секреция белков у грибов может идти, минуя экзоцитозный путь. Таким образом, у грибов еще не полностью развилась функциональная специализация клеточных компонентов, ответственных за синтез макромолекул — полисахаридов и белков, а также липидов (прежде всего стероидов), поэтому ультраструктурные критерии функциональной активности эндомембранной системы, разработанные для других эвкариотов — сильное развитие гранулярного ЭР при интенсивной секреции клеткой белков, агранулярного — липофильных веществ и преобладание в клетке компонентов аппарата Гольджи при секреции полисахаридов (Васильев, 1977) — оказались неприложимыми к грибам.

Все вышесказанное поддерживает точку зрения Cavalier-Smith (1981a, b) о том, что грибная клетка — наиболее примитивная и древняя из клеток всех ныне живущих эвкариотов. Более того, по ряду признаков, в особенности у аскомицетов, она является промежуточной между прокариотической и эвкариотической, т. е. мезокариотической. Поэтому логично предположить, как это сделал Cavalier-Smith, что грибы произошли непосредственно из бактерий и в свою очередь дали начало хитридиомицетам, а те — анцестральным формам всех других эвкариотов. Аскомицеты, составляющие по числу видов $^3/_4$ всех грибов (Kohlmeyer, 1975), были, вероятно, исходной группой грибов, из которой произошли базидиомицеты (Ingold, 1983), а также зигомицеты.

В пользу мнении об исходной примитивности грибов, близости их к прокариотам свидетельствуют и другие данные. Так, только у грибов продолжительность онтогенеза (время генерации) может быть столь же небольшой, как у бактерий (Carlile, 1980). Никакая другая группа эвкариотов так не близка к прокариотам по всеядности, как грибы — важнейшие редуценты органических остатков. Как и бактерии, они могут метаболизировать любые органические соединения. Сходство с прокариотами можно усмотреть и в необычайно широкой экологической амплитуде грибов по сравнению с остальными группами эвкариотов. Только у грибов и бактерий отсутствует кальциевая биоминерализация клеток (Маргелис, 1983).

Половой процесс присущ только эвкариотам, однако среди грибов имеется группа — дейтеромицеты, у которых он отсутствует. И хотя объем этой группы постепенно сокращается из-за того, что у ее представителей выявляют половой процесс и их переводят в другие группы, такие крупные специалисты по дейтеромицетам, как G. T. Cole и R. A. Samson (1979), считают, что среди них несомненно есть формы, у которых половой процесс полностью утрачен. Утрачен, а может быть, еще не развился?

В период эволюционного становления эвкариотов важное значение для наземных организмов имела защита от ультрафиолетовой радиации, которая в то время была несравненно более интенсивной и опасной, чем сейчас (Lowry e. a., 1980). Грибы синтезируют меланин — пигмент, играющий важную роль в этой защите.

Естественно, когда мы говорим, что грибы были предками остальных эвкариотов, то подразумеваем, что эти предки имели общие признаки с современными грибами и назывались бы таковыми, если бы существовали и сейчас; современные грибы произошли без существенных изменений от своих древних предшественников.

Выражаю благодарность И. В. Каратыгину за просмотр рукописи статьи и ценные советы.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев А. Е. Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л.: Наука, 1977. 208 с. — *Гарибова Л. В.* Происхождение и эволюция грибов. — Микол. фитопатол., 1980, т. 14, № 2, с. 166—170. — *Камалетдинова Ф. И., Васильев А. Е.* Цитология дискомицетов. Алма-Ата: Наука, 1982. 175 с. — *Маргелис Л.* Роль симбиоза в эволюции клетки. М.: Мир, 1983. 351 с. — *Мережковский К. С.* Теория двух плазм как основа симбиогенезиса, нового учения о происхождении организмов. Казань: 1909. 102 с. — *Седова Т. В.* Основы цитологии водорослей. Л.: Наука, 1977. 172 с. — *Сидорова И. И., Тарасов К. Л.* Современные представления о филогении и систематике грибов. — Итоги науки и техники. Ботаника. М.: 1980, т. 4, с. 3—48. — *Тахтаджян А. Л.* Четыре царства органического мира. — Природа, 1973, № 2, с. 22—32. — *Al-Jaru S., Stösser R.* Über das Pollenschlauchwachstum im Griffel und Fruchtknoten bei der Gattung *Ribes*. — Angew. Bot., 1983, Bd 57, N 5/6, S. 371—373. — *Allsopp A.* Phylogenetic relationships of the prokaryota and the origin of the eukaryotic cell. — New Phytol., 1969, vol. 68, N 3, p. 591—612. — *Arx J. A., von, Walt J. P., van der, Liebenberg N. V.* The classification of *Taphrina* and other fungi with yeast-like cultural states. — Mycologia, 1982, vol. 74, N 2, p. 285—296. — *Bold H. C., Wynne M. J.* Introductionto the algae. Structure and sreproduction. Englewood Cliffs: Prentice-Hall, 1978. 706 p. — *Brenner D. M., Carroll G. C.* Fine structural correlates of growth in hyphae of *Ascodesmis sphaerospora*. — J. Bacteriol., 1968, vol. 95, N 2, p. 658—671. — *Carlile M. J.* From prokaryote to eukaryote: gains and losses. — In: The eukaryotic microbial cell. Symp. Soc. Gener. Microbiol., 1980, N 30, p. 1—40. — *Cavalier-Smith T.* Eukaryote kingdoms: seven or nine? — Bio-Systems, 1981a, vol. 14, N 3/4, p. 461—481. — *Cavalier-Smith T.* The origin and early evolution of the eukaryotic cell. — In: Molecular and cellular aspects of microbial evolution. Symp. Soc. Gener. Microbiol., 1981b, N 32, p. 33—84. — *Cavalier-Smith T.* A 6-kingdom classification and a unified phylogeny. — In: Endocytobiology. Proc. 2d Intern.

Colloq., Tübingen. Berlin: 1983, vol. 2, p. 1027—1034. — *Cole G. T., Samson R. A.* Patterns of development in conidial fungi. London: Pitman, 1979. 190 p. — *Cole G. T., Sekiya T., Kasai R. e. a.* Surface ultrastructure and chemical composition of the cell walls of conidial fungi. — Experim. Mycol., 1979, vol. 3, N 2, p. 132—156. — *Corliss J.-P.* What are the taxonomic and evolutionary relationships of the Protozoa to the Protista? — BioSystems, 1981, vol. 14, N 3/4, p. 445—459. — *Dargent R., Touzé-Soulet J.-M., Rami J., Montant C.* Cytochemical characterization of Golgi apparatus in some filamentous fungi. — Experim. Mycol., 1982, vol. 6, N 2, p. 101—114. — *Dawes I. W.* Sporulation in evolution. — In: Molecular and cellular aspects of microbial evolution. Symp. Soc. Gener. Microbiol., 1981, N 32, p. 85—130. — *Demoulin V.* The origin of ascomycetes and basidiomycetes. The case for a red algal ancestry. — Bot. Rev., 1974, vol. 40, N 3, p. 315—345. — *Edwards P.* A classification of plants into higher taxa based on cytological and biochemical criteria. — Taxon, 1976, vol. 25, N 5/6, p. 529—542. — *Ettl H.* Grundriβ der allgemeinen Algologie. Stuttgart: G. Fischer, 1980. 549 S. — *Feeney D. M., Triemer R. E.* Cytochemical localization of Golgi marker enzymes in *Allomyces*. — Experim. Mycol., 1979, vol. 3, N 2, p. 157—163. — *Flickinger C. J.* The appearance of carbohydrate-rich material in the developing Golgi apparatus of amoebae.— J. Cell Sci., 1981, vol. 47, p. 55—63. — *Gooday G. W., Trinci A. P. J.* Wall structure and biosynthesis in fungi. — In: The eukaryotic microbial cell. Symp. Soc. Gener. Microbiol., 1980, N 30, p. 207—251. — *Grove S. N.* The cytology of hyphal tip growth. — In: The filamentous fungi. London, 1978, vol. 3, p. 28—50. — *Gull K.* Form and function of septa in filamentous fungi. — In: The filamentous fungi. London, 1978, vol. 3, p. 78—93. — *Hawker L. E., Gooday M. A., Bracker C. E.* Plasmodesmata in fungal cell walls. — Nature, 1966, vol. 212, N 5062, p. 635. — *Heath I. B.* Fungal mitoses, the significance of variations on a theme. — Mycologia, 1980, vol. 72, N 2, p. 229—250. — *Heath I. B.* Nucleus-associated organelles in fungi. — Intern. Rev. Cytol., 1981, vol. 69, p. 191—221. — *Heath I. B., Ashton M.-L., Rethoret K., Heath M. C.* Mitosis and the phylogeny of *Taphrina*. — Can. J. Bot., 1982, vol. 60, N 9, p. 1696—1725. — *Howard R. J.* Ultrastructural analysis of hyphal tip cell growth in fungi: Spitzenkörper, cytoskeleton and endomembranes after freeze-substitution. — J. Cell Sci., 1981, vol. 48, p. 89—103.— *Ingold C. T.* A view of the basidium. — Bull. Brit. Mycol. Soc., 1983, vol. 17, N 2, p. 82—94. — *Jeffrey C.* Kingdoms, codes and classification. — Kew Bul., 1982, vol. 37, N 3, p. 403—416. — *Khan S. R.* The Golgi cisternae of *Cunninghamella echinulata*. — Can. J. Bot., 1978, vol. 56, N 4, p. 432—439. — *Klein R. M., Cronquist A.* A consideration of the evolutionary and taxonomic significance of some biochemical, micromorphological, and physiological characters in the thallophytes. — Quart. Rev. Biol., 1967, vol. 42, N 2, p. 105—296. — *Kohlmeyer J.* New clues to the possible origins of ascomycetes. — BioScience, 1975, vol. 25, N 2, p. 86—93. — *Kunkel D. D.* Cell division in baeocyte producing cyanobacteria. — Protoplasma, 1984, vol. 123, N 2, p. 104—115. — *Lange L., Olson L. W.* The uniflagellate phycomycete zoospore. — Dansk Bot. Ark., 1979, vol. 33, N 2, p. 7—95. — *Leedale G. F.* How many are the kingdoms of organisms? — Taxon, 1974, vol. 23, N 2/3, p. 261—270. — *Littlefield L. J., Heath M. C.* Ultrastructure of rust fungi. N. Y.: Acad. Press, 1979. 277 p. — *Lowry B., Lee D., Hébant C.* The origin of land plants: a new look at an old problem. — Taxon, 1980, vol. 24, N 2/3, p. 183—197. — *Lucarotti C. J., Federici B. A.* Gametogenesis in *Coelomomyces dodgei* (*Blastocladiales, Chytridiomycetes*). — Protoplasma, 1984, vol. 121, N 1—2, p. 65—76. — *Martin M., Gay J. L.* Ultrastructure of conidium development in *Erysiphe pisi*. — Can. J. Bot., 1983, vol. 61, N 9, p. 2472—2495. — *Matile Ph.* The lytic compartment of plant cells. Cell Biol. Monogr. Vol. 1. Wien: Springer, 1975. 185 p. — *McLaughlin D. J.* Ultrastructure of sterigma growth and basidiospore formation in *Coprinus* and *Boletus*. — Can. J. Bot., 1973, vol. 51, N 1, p. 145—150. — *McLaughlin D. J.* Ultrastructural localization of carbohydrate in the hymenium and subhymenium of *Coprinus*. Evidence for the function of the Golgi apparatus. — Protoplasma, 1974, vol. 82, N 4, p. 341—364. — *McLaughlin D. J.* Basidiospore initiation and early development in *Coprinus cinereus*. — Amer. J. Bot., 1977, vol. 64, N 1, p. 1—16. — *McQuade A. B. F.* Origins of the nucleate organisms. II. — BioSystems, 1983, vol. 16, N 1, p. 39—55. — *Moss S. T., Lichwardt R. W.* Zygospores of the *Harpellales*: an ultrastructural study. — Can. J. Bot., 1977, vol. 55, N 24, p. 3099—3110. — *Najim L., Turian G.* Conidiogenous loss of structure-functional polarity in the hyphal tips of *Sclerotinia fructigena*. — Europ. J. Cell Biol., 1979, vol. 20, N 1, p. 24—27. — *Pearson L. C.* The «three-line hypothesis» and plant classification. — Specul. Sci. Technol., 1983, vol. 6, N 1, p. 21—32. — *Pickett-Heaps J. D.* Green algae. Structure, reproduction and evolution in selected genera. Sunderland: Sinauer, 1975. 606 p. — *Pollack J. H., Lange C. F., Hashimoto T.* «Nonfibrillar» chitin associated with walls and septa of *Trichophyton mentagrophytes* arthrospores. — J. Bacteriol., 1983, vol. 154, N 2, p. 965—975. — *Preston R. D.* Plant cell walls. — In: Dynamic aspects of plant ultrastructure. London, 1974, p. 256—309. — *Ramberg J. E., McLaughlin E., McLaughlin D. J.* Ultrastructural study of promycelial development and basidiospore initiation in *Ustilago maydis*. — Can. J. Bot., 1980, vol. 58, N 14, p. 1548—1561. — *Rogers H. J., Perkins H. R., Ward J. B.* Microbial cell walls and membranes. London: Chapman a. Hall, 1980. 564 p. — *Roos U.-P., Turian G.* Hyphal tip organization in *Allomyces arbuscula*. — Protoplasma, 1977, vol. 93, N 2—3, p. 231—247. — *Rosing W. C.* Ultrastructure of ascus and ascospore development in *Chaetomium brasiliense*. — Mycologia, 1982, vol. 74, N 6, p. 960—974. — *Russell P. J., Wilkerson W. M.* The structure and biosynthesis of fungal cytoplasmic ribosomes. — Exper. Mycol., 1980, vol. 4, N 4, p. 281—337. — *Schrantz J.-P.* Morphogenèse et ultrastructure du stade conidien du *Xylaria polymorpha*. — Rev. Mycol., 1977, t. 41, N 2, p. 135—169. — *Stanier R. Y.* Some aspects of the biology of cells and their possible evolutionary significance. — In: Organization and control in prokaryotic and eukaryotic cells. Symp. Soc. Gener. Microbiol., 1970, N 20, p. 1—38. — *Taylor J. W., Fuller M. S.* The Golgi apparatus, zoosporogenesis, and development of the zoospore discharge apparatus of *Chytridium con-*

fervae. — Exper. Mycol., 1981, vol. 5, N 1, p. 35—59. — *Thielke Ch.* Feinstrukturen bei Basidiomyceten. — Z. Mykol., 1978, Bd 44, N 1, S. 71—89. — *Ullrich R. C.*, *Raper J. R.* Evolution of genetic mechanisms in fungi. — Taxon, 1977, vol. 26, N 2/3, p. 169—179. — *Young D. N.* Ultrastructural evidence for a secretory function in the «gland cells» of the marine red alga *Botryocladia pseudodichotoma* (*Rhodymeniaceae*). — Protoplasma, 1978, vol. 94, N 1—2, p. 109—126.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 21 II 1985.

SUMMARY

Current views on the origin, composition, and place of fungi in the macrosystem of living organisms are described. It is shown that fungi (asco-, basidio-, deutero-, zygomycetes and lichens) constitute a separate eukaryotic kingdom. The data (mainly ultrastructural) presented favour the «fungal hypothesis» of T. Cavalier-Smith (1981a, b). It is concluded that the fungal cell is similar to prokaryotic cell in a number of characters. In addition to exocytosis, the fungi as an alternative conserved the prokaryotic mechanisms of the cell wall material formation and protein secretion. The Golgi apparatus which in fungal cell is in its primordial stage (in the form of single Golgi cisternae) is not a ubiquitous component of fungal cell. The endomembrane system, e. g. endoplasmic reticulum and Golgi apparatus do not fully perform functions which are characteristic of these components in other eukaryotes. The fungi probably are the most primitive and ancient group of all extant eukaryotes.

УДК 581.9 : 582.632.2 : 634.94 (477.9)

Я. П. Дидух

ФЛОРА, ФИТОЦЕНОТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И ДИНАМИКА БУКОВЫХ ЛЕСОВ ГОРНОГО КРЫМА

Ya. P. DIDUKH. FLORA, PHYTOCOENOTICAL CHARACTERISTICS AND DYNAMICS OF BEECH FORESTS OF THE MOUNTAINOUS CRIMEA

На основе анализа систематической, географической, биоморфологической, экологической и ценотической структур флоры буковых лесов Крыма сделан вывод о флористической изоляции этих лесов по отношению к другим синтаксонам, обусловленной специфичностью фитосреды. Дана фитоценотическая характеристика буковых лесов, показаны эндоэкогенетические и циклические сукцессии, вертикальная и горизонтальная перестройка в ходе их формирования.

В более ранней работе (Дидух, 1985) на основе сравнительного анализа морфологических признаков листьев популяций бука из различных регионов была дана оценка систематического положения крымских популяций, которые идентифицируются как *Fagus sylvatica* L. subsp. *moesiaca* (K. Maly) Hjelmquist. Показана история развития бука и буковых лесов Крыма. Цель данной статьи — осветить вопросы структуры и динамики буковых лесов Крыма.

Флора

Структурный анализ, основанный на системном подходе к пониманию флоры, позволяет вскрыть существенные черты ее организации. С этих позиций флора представляет собой систему, элементами которой являются популяции видов. Свойства флоры, обусловленные совокупностью видов, рассматриваются в качестве структур. Главными структурами являются систематическая, географическая, биоморфологическая, экологическая, ценотическая и др. (Шеляг-Сосонко, Дидух, 1979, 1980; Дидух, Шеляг-Сосонко, 1982), которые мы анализируем ниже.

Показателями систематической структуры являются количественные соотношения различных таксонов надвидового уровня. Во флоре буковых лесов Горного Крыма — 126 видов, относящихся к 93 родам и 51 семейству, что составляет лишь 5.5 % видов, 13 % родов и 44 % семейств флоры Горного Крыма. Пропорция флоры составляет 1 : 1.82 : 2.47, что ниже показателей любой флоры топологического уровня этого региона, и свидетельствует о большом числе в ней родов и семейств, представленных одним видом (21 семейство). Таким образом, видовой состав буковых лесов отличается бедностью, что объясняется двумя причинами: молодостью и умброфитностью ценозов. Преобладающее число видов (93.8 %) относится к покрытосеменным; папоротников здесь больше (3.9 %), чем хвойных (2.3 %). Отношение однодольных к двудольным составляет 1 : 2.27, т. е. чрезвычайно низкое, что также является специфической чертой флоры. Эта специфичность подтверждается и анализом 10 ведущих семейств (табл. 1), в которых на первом месте по числу видов находится сем. *Orchidaceae*. Второе место занимают также однодольные — сем. *Liliaceae*, виды которого приспособлены к произрастанию в тенистых лесах, так как отличаются коротким весенним вегетационным циклом. Как видно из расположения последующих семейств, спектр флоры буковых лесов коренным образом отли-

чается от спектров флор как регионального, так и топологического уровней и по занимаемым высоким рангам семейств *Orchidaceae*, *Rubiaceae*, *Violaceae*, *Pyrolaceae*, *Liliaceae* проявляет черты, свойственные влажным субтропическим флорам. Таким образом, уже на основе анализа систематического спектра можно судить о том, что активные процессы видообразования, столь характерные для Горного Крыма в целом и в особенности для ксерофитных аридных сообществ, не коснулись фноры буновых лесов. Специфичноеть строения ценозов этих лесов, отличающихся высокой степенью флорнстической изоляции от окружающих ценозов, препятствовала инвазии в них представителей семейств *Asteraceae*, *Fabacгae*, *Poaceae*, *Rosaceae*, *Lamiaceae*, характеризующихся наибольшим видовым богатством и господствующих во флорах синтаксонов других типов. Встречающиеся эндемичные виды связаны с этими лесами факультативно.

ТАБЛИЦА 1

Систематический спектр флоры буковых лесов Горного Крыма

Семейство	Число родов		Число видов		Ранг
	абсолютное	%	абсолютное	%	
Orchidaceae	7	7.5	11	8.7	1
Liliaceae	5	5.3	8	5.5	2
Fabaceae	2	2.1	6	4.8	3—4
Rosaceae	5	5.3	6	4.8	3—4
Apiaceae	5	5.3	5	4.0	5—8
Poaceae	4	4.2	5	4.0	5—8
Pyrolaceae	2	2.1	5	4.0	5—8
Violaceae	1	1.1	5	4.0	5—8
Cyperaceae	1	1.1	4	3.2	9—10
Rubiaceae	2	2.1	4	3.2	9—10
Всего в 10 семействах . . .	34	36.1	59	46.2	

Географическая структура флоры буковых лесов также весьма специфична (табл. 2). Основу ее составляют виды неморально-средиземноморского (27.8 %) и средиземноморского (в широком понимании) (9 %) типов ареала, т. е. обусловленных влиянием океанического климата (Атлантического океана, Средиземного и Черного морей). Особый интерес представляют виды с дизъюнктивным ареалом, например *Ophioglossum vulgatum* L. (Европа+Япония+восточная часть Северной Америки), *Milium effusum* L. (Европа+Западная Сибирь++Дальний Восток+восточная часть Северной Америки), *Carex hordeistichos* Vill. (Средняя Европа+Средиземноморье+Кавказ), *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce (Европа+Дальний Восток), *P. multiflorum* (L.) All. (Европа (субсредиземноморье)+Западные Гималаи+Япония) и т. д.,маркирующие генетические пути расселения флоры. Виды, ареал которых пз гумидных средиземноморской и неморальной областей заходит в аридные регионы степной зоны (19 %), Передней и Средией Азии (5.6 %), встречаются там главным образом в составе интразональных типов растительности, т. е. в неспецифических для этих регионов условиях. Как указывалось нами ранее (Дидух, 1985), некоторые виды произрастают в изолированных местонахождениях на Донецком кряже, что свидетельствует об исторических связях между флорами этих регионов. В составе буковых лесов Крыма встречаются 6 эндемичных видов (*Acer stevenii* Pojark., *Paeonia daurica* Andrz., *Allium auctum* Omelcz., *Nectaroscordum meliophilum* Juz., *Cyclamen kuznetzovii* Kotov et Czernova, *Saxifraga irrigua* Bieb.), генетически связанных с видами гумидных флор Средиземноморья и Европы (Шеляг-Сосонко, Дидух, 1980; Дідух, Вакаренко, 1982).

Биоморфологическая структура отражает эколого-ценотические черты буковых лесов (табл. 3). Ее особенностью является чрезвычайно большое число травянистых поликарпиков (76.2 %), относительно высокое — деревьев (11. 9%) и кустарников (9.5 %) и низкое — монокарпиков (2.4 %). Среди тра-

ТАБЛИЦА 2

Географический спектр флоры буковых лесов Горного Крыма

Ареал	Число видов	
	абсолютное	%
Голарктический и Палеарктический	13	10.3
Западнопалеарктический	23	18.2
Неморально-средиземноморский	35	27.8
Транснеморально-средиземноморский	9	7.1
Неморально-субсредиземноморский	15	11.9
Центральноевропейско-субсредиземноморский	11	8.7
Неморально-степно-субсредиземноморский	10	7.9
Степно-средиземноморский	14	11.1
Понтическо-евксинский	3	2.4
Причерноморско-евксинский	6	4.8
Причерноморско-крымско-кавказский	3	2.4
Причерноморско-крымский	2	1.6
Гемитермный (древнесредиземный)	7	5.6
Переднеазиатско-средиземноморский (с иррадиацией в Европу и Среднюю Азию)	4	3.2
Малоазиатско-субсредиземноморский	3	2.4
Средиземноморский	24	19.0
Транссредиземноморский	1	0.8
Субсредиземноморский	8	6.3
Крымско-кавказско-малоазиатский	4	3.2
Крымско-балканско-малоазиатский	1	0.8
Крымско-малоазиатский	1	0.8
Крымско-кавказский	3	2.4
Крымский	6	4.8

вянистых преобладают виды с короткими корневищами (30.9 %), либо специфические растения с утолщенными корневищами или корнями (19.1 %), приспособленные таким образом к условиям пониженных зимних температур и сильного затенения.

ТАБЛИЦА 3

Биоморфологический спектр флоры буковых лесов Горного Крыма

Признаки жизненных форм	Число видов	
	абсолютное	%
Общий габитус и длительность жизненного цикла		
Деревья	15	11.9
Кустарники	12	9.5
Поликарпики	96	76.2
Монокарпики	3	2.4
Характер подземных побегов и корневой системы		
Длиннокорневищные	17	13.5
Короткокорневищные	39	30.9
С каудексом	16	12.7
С утолщенным корневищем или корнем	24	19.1
Без корневищ	3	2.4

Экологическая структура свидетельствует об однообразии эколого-ценотических условий, сформированных под влиянием сильных эдификаторных свойств бука. Это однообразие проявляется в том, что флору буковых лесов слагают исключительно мезофиты, а все травянистые и кустарниковые виды относятся к умброфитам.

Анализ ценотической структуры показывает преобладание гемистенотопных (68.2 %) и стенотопных (24.6 %) видов. Гемиэвритопные и эвритопные виды составляют лишь 5.5 и 1.6 %, что отражает высокую степень изоляции этой

флоры от флор других синтаксонов. Последнее подтверждается и тем, что 15.1 % видов достигают уровня доминантов, 82 % являются автохтонными и только 2.4 % — аллохтонными (т. е. чуждыми) ассектаторами. В этой флоре преобладают виды с преуспевающей активностью (56.3 %); последующие позиции занимают виды с реликтовой (15.9), угасающей (14.3) и экспансивной (13.5 %) активностью (Дидух, 1982).

Таким образом, анализ флоры буковых лесов, несмотря на их относительно недавнее формирование как формации, свидетельствует о сохранности ее древних генетических черт, специфичности, изоляции по отношению к флорам других синтаксонов, что объясняется сильными эдификаторными свойствами бука.

Фитоценотическая характеристика буковых лесов

Фитоценотическая характеристика дает возможность оценить обусловленную биологическими свойствами эдификатора структуру ценозов, а также показать роль внешних факторов в формировании синтаксономического разнообразия.

Буковые леса Крыма в таком аспекте изучались главным образом на территории Крымского заповедно-охотничьего хозяйства, где сосредоточены их основные массивы (Вульф, 1919; Поплавская, 1925а, б, 1948; Посохов, 1963; Мишнев, 1971, и др.). Эти исследователи разработали классификацию буковых лесов на доминантной основе. В. В. Корженевский и О. А. Киселев (1982) дали классификацию буковых лесов южного макросклона Главной гряды на флористической основе.

Буковые леса, составляющие 14.7 % лесной площади Горного Крыма, образуют верхний лесной пояс, граничащий с безлесной яйлой, и произрастают на бурых горно-лесных почвах, сформированных на карбонатах в условиях наибольшего увлажнения (более 700 мм осадков в год) и умеренного климата (среднегодовая температура ниже 7, среднеянварская — ниже —1, среднеиюльская — ниже 17 °С) (Кочкин, 1967). Они приурочены главным образом к северному макросклону Главной, реже — Второй гряд от 600 до 1300 м над ур. м., местами по долинам рек спускаются до 450 м над ур. м. На южном макросклоне Главной гряды эти леса занимают неширокую, часто прерывистую полосу от 800 до 1300 м над ур. м. По северным склонам долин, рассекающих южный макросклон, они спускаются до 650 м над ур. м., а по южным встречаются лишь фрагментарно в верхней части. В западной и центральной частях Главной гряды отдельные массивы лесов локализованы в карстовых понижениях ее вершины (яйлы), а в восточной (восточнее г. Белогорска), где вершина гряды облесена, образуют сплошной покров. Небольшие участки буковых лесов имеются на горных останцах — хребтах Куболач, Агармыш и других местах. Средний возраст бука в Крыму — 65 лет. Наиболее высокая продуктивность — I—II бонитет в средней части пояса северного макросклона, но с высотой этот показатель резко падает до IV—V бонитета, а на границе с яйлой наблюдается явление кустистости, подробно изученное Г. И. Поплавской (1925а, б).

Эти леса по своей структуре, флористическому и синтаксономическому составу хотя и близки к аналогичным горным лесам Кавказа, Балкан (союза Fagion illyricum), неморальным лесам Европы, но значительно беднее и однообразнее их. Они, как указывалось ранее (Дидух, 1985), сильно отличаются от лесов из *Fagus orientalis* Lipsky нижних поясов гор Закавказья, Малой Азии и юго-восточных Балкан, относимых к союзу Lauroceraso—Fagion (Stojanoff, 1932; Синская, 1933; Долуханов, 1960; Moor, 1960; Horvat, 1962; Horvat e. a., 1974; Soó, 1964; Borhidi, 1965; Мишич, 1974; Мишич, Бондев, 1975, и др.).

Сравнение флористического состава крымских буковых лесов с лесами, образованными *Fagus sylvatica* subsp. *moesiaca*, соседних регионов указывает на большое число общих видов, но в то же время существует немало широко распространенных в Европе и на Кавказе неморальных видов, отсутствующих в Крыму (*Asarum europaeum* L., *Allium ursinum* L., *Galeobdolon luteum* Huds., *Erythronium dens-canis* L., *Anemone nemorosa* L., *Acer platanoides* L., *Paris quadrifolia* L., *Hepatica nobilis* Mill., *Arum alpinum* Schott et Kotschy, *Adoxa mo-*

schatellina L., *Lonicera xylosteum* L., *Oxalis acetosella* L. и многие другие). С другой стороны, характерными региональными видами буковых лесов Крыма являются *Acer stevenii*, *Corydalis paczoskii* N. Busch, *Cyclamen kuznetzovii*, *Galanthus plicatus* Bieb., *Nectaroscordum meliophilum*, *Lathyrus rotundifolius* Willd. и *Vincetoxicum scandens* Somm. et Levier; некоторые из них имеют оптимум произрастания в дубовых лесах.

Буковые леса Крыма относнтся к классу Querco—Fagetea Br.-Bl. et Vlieg 1937, порядку Fagetalia sylvaticae Paul 1928, но на основе указанных выше отличий должны быть выделены в особый союз Fagion tauricum, замещающий в Крыму Fagion illyricum.

Приведем характеристику его флористического ядра, которое мы выделнли на основе 60 геоботанических описаний, охватывающих все разнообразие буковых лесов региона. V класс постоянства отмечен у *Fagus sylvatica* subsp. *moesiaca*, *Asperula odorata* L., *Mercurialis perennis* L., *Polygonatum odoratum*, IV — *Carpinus betulus* L., *Neottia nidus-avis* (L.) Rich., *Ranunculus constantinopolitanus* (DC.) D'Urv., III — *Arum elongatum* Stev., *Dentaria quinquefolia* Bieb., *Euphorbia amygdaloides* L., *Galanthus plicatus*, *Lathyrus aureus* (Stev.) Brandza, *Poa nemoralis* L., *Primula vulgaris* Huds., II — *Carex digitata* L., *Cephalanthera damasonium* (Mill.) Druce, *C. longifolia* (L.) Fritsch, *Convallaria majalis* L., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Physospermum cornubiense* (L.) DC., *Paeonia daurica*, *Platanthera chlorantha* (Cust.) Reichenb., *Viola reichenbachiana* Jord. ex Boreau, *Lamium purpureum* L., *Lapsana communis* L., *Bromopsis benekenii* (Lange) Holub, *Vincetoxicum scandens*; со степенью постоянства I отмечено довольно большое число видов, но наиболее интересные из них, практически не встречающиеся в других синтаксонах Крыма, — *Ophioglossum vulgatum*, *Atropa belladonna* L., *Circaea lutetiana* L., *Corallorhiza trifida* Chatel., *Carex sylvatica* Huds., *Hordelymus europaeus* (L.) Harz, *Sanicula europaea* L., *Symphytum tauricum* Willd., *Moehringia trinervia* (L.) Clairv., *Hypopitys monotropa* Crantz и др.

Fagus sylvatica subsp. *moesiaca* является сильным эдификатором, в связи с чем действия экологических факторов (крутизна склонов, трофность почв) в этих лесах изменяют лишь наиболее вариабельный фитоценотический показатель — проективное покрытие видов травяного яруса, что определяет синтаксономический состав лесов. Развитие доминантов травяного яруса хотя и зависит от непосредственного действия этих факторов, но при этом существенную роль играют биолого-морфологические особенности видов. Многие доминирующие виды имеют длинные корневища и, разрастаясь, формируют порой большие (до нескольких десятков метров в диаметре) парцеллы, что повышает устойчивость растений к произрастанию под густым пологом бука и определяет конкурентные взаимоотношения с другими видами (Торопова, 1977). Таким образом, травяной покров буковых лесов характеризуется мозаичностью, обусловленной его парцеллярной структурой.

Все буковые леса относятся к формации Fageta sylvaticae subsp. moesiacae. В ее составе выделяются 4 субформации: собственно буковые леса (Fageta sylvaticae subsp. moesiacae), грабово-буковые (Carpineto—Fageta), сосново-буковые (Pineto—Fageta) и кленово-буковые (Acereto—Fageta). Наиболее распространены леса двух первых субформаций. Остальные формируются в виде узких полос в зоне контактов с лесами других формаций. Каждая субформация включает лишь один класс ассоциаций, так как кустарниковый ярус в буковых лесах не формируется. Лишь в нескольких местах (Большой Каньон, Чатырдаг, Ай-Петри) отмечены сообщества со вторым более низким древесным ярусом из *Taxus baccata* L., поэтому такие группиронни относятся к классу ассоцнаций Fageta taxosa.

Наиболее распространены из числа всех субформаций собственно буковые леса, которые по доминированию в них травянистых видов или отсутствию доминантов относятся к следующим ассоциациям: Fagetum nudum (dentariosum), Fagetum asperulosum, Fagetum mercurialidosum и Fagetum dryopteridosum, практически не отличающимся друг от друга по структуре ценозов и видовому составу. Типичными, занимающими наибольшую площадь являются леса первой ассоциации, которые Поплавскан (1925а) разделяла на две ассоциации — Fagetum nudum и Fagetum dentariosum, хотя последняя характе-

ризуется отсутствием константных видов. На более богатых почвах разрастается весной *Dentaria quinquefolia*, но во второй половине лета надземные части этого растения исчезают, поэтому установить границы такой ассоциации станонится невозможно, в связи с чем мы ее объединяем с первой. Леса ассоциации Fagetum nudum встречаются чаще всего на некрутых (до 25°) северных, северо-западных, реже западных склонах северного и южного макросклонов Главной гряды. Почва бурая, мощностью от нескольких до 40 см, каменистая. Древостой имеет высоту 20—25 м и представлен исключительно *Fagus sylvatica* subsp. *moesiaca* с небольшим количеством растений видов *Carpinus betulus*, *Tilia caucasica* Rupr., *Fraxinus excelsior* L., *Cerasus avium* (L.) Moench. Диаметр стволов буков 25—40, у отдельных наиболее старых деревьев он достигает 100 см. Древостой имеет сомкнутость крон 1.0 и характеризуется продуктивностью II—III бонитета. Подлесок отсутствует, лишь единично встречаются *Cornus mas* L., *Euonymus europaea* L., *E. latifolia* (L.) Mill., *E. verrucosa* Scop., *Ligustrum vulgare* L., *Taxus baccata*, *Sorbus aucuparia* L. и *S. torminalis* (L.) Crantz. Подрост неравномерный, его образует исключительно бук. В таких лесах нередки лианы: местами на почве довольно большие и густые пятна (80 %) формирует *Hedera taurica* Carriére, реже встречаются *Clematis vitalba* L., *Tamus communis* L., *Vitis sylvestris* C. C. Gmel. Травяной покров летом негустой (до 1 %) и сложен типичными для этих лесов умброфитами. Весной местами формируются парцеллы из *Dentaria quinquefolia* и *Galanthus plicatus*.

Ассоциация Fagetum asperulosum занимает меньшие площади и приурочена к более выровненным формам рельефа (от плоских участков до 5—7°, главным образом северных склонов северного и южного макросклонов на бурых почвах мощностью до 80 см). Эти леса по своей структуре и видовому составу не отличаются от предыдущих и характеризуются лишь увеличением проективного покрытия *Asperula odorata*, образующего огромные (до нескольких десятков метров) куртины, вкрапленные в другие типы ценозов.

Ассоциация Fagetum mercurialidosum приурочена к более крутым (10—20°) склонам с дренированными почвами. Дренаж одновременно способствует повышению фитоценотической роли *Carpinus betulus* и *Acer stevenii*, которые встречаются местами в виде примеси.

Ассоциация Fagetum dryopteridosum распространена в верхней, прияйлинской части букового пояса только северного макросклона и характеризуется наиболее типичными чертами неморальных лесов. Ее формирование обусловлено, кроме эдафических, также климатическими факторами, которые сказываются на этой высоте, что отмечалось и для Кавказа (Долуханов, 1960).

Грабово-буковые леса занимают меньшие площади, чем буковые, и являются характерными как для макросклонов, так и вершины гряды. Доминирующая роль граба возрастает на дренируемых склонах, т. е. более бедных, выщелоченных почвах. Параллельно увеличивается проективное покрытие *Mercurialis perennis* и редко — *Convallaria majalis*, в результате чего формируются леса ассоциаций Carpineto—Fagetum mercurialidosum и Carpineto—Fagetum convallariosum. Большое распространение имеют также леса ассоциации Carpineto-Fagetum nudum (dentariosum); площадь лесов ассоциации Carpineto—Fagetum asperulosum меньше по сравнению с буковыми лесами близнецовой ассоциации. В смешанных лесах, хотя и произрастает *Dryopteris filix-mas*, но он, как правило, уже не доминирует.

Сосново-буковые леса встречаются почти исключительно на южном, очень редко — на северном макросклоне центральной части Главной гряды в месте контакта буковых лесов с сосновыми. Они представляют собой длительно-производную стадию формирования буковых лесов на месте сосновых, когда сосна под густым пологом бука уже не может возобновляться. Такой процесс длится в течение нескольких десятилетий. Хотя ценотическая структура этих лесов отличается от структуры собственно буковых и грабово-буковых тем, что первый более высокий (до 25—30 м) ярус у них образован *Pinus pallasiana* D. Don или *P. kochiana* Klotzsch ex C. Koch (сомкнутость крон 0.2—0.8), а только второй (10—15 м) — *Fagus sylvatica* (0.6—0.8), однако флористический состав их сходен с составом буковых лесов. Редко в таких умброфитных ценозах еще удерживают свои позиции *Laser trilobum* L., *Physospermum cornubiense*,

Lathyrus laxiflorus (Desf.) O. Kuntze, *Carex humilis* Leyss. и другие виды, свойственные сосновым лесам.

Кленово-буковые леса тянутся узкой прерывистой полосой на границе северного макросклона с яйлой и локально встречаются в ее карстовых воронках. Их формированию способствует, видимо, комплекс эдафических и климатических факторов, так как *Acer stevenii* на этой высоте на дренируемых склонах замещает *Carpinus betulus.* В таких условиях клен, как и бук, невысок и чаето кустится. Травяной покров сходен с таковым буковых лесов.

Из вышеприведенной характеристики видно, что буковые леса Крыма синтаксономически более бедны и однообразны, чем буковые леса Балкан, которые относятся к нескольким союзам (или подсоюэам) (Rübel, 1932; Stojanoff, 1932; Moor, 1960; Soó, 1962, 1963, 1964; Beldie, 1967), или Кавказа, где наряду с названными выше неморальными видами в ранге доминантов выступают *Festuca drymeja* Mert. ex Koch, *Poa nemoralis* L., *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Rubus hirtus* Waldst. et Kit., *Allium victorialis* L., *A. ursinum*, *Oxalis acetosella*, *Pachyphragma macrophyllum* (Hoffm.) N. Busch, *Trachystemon orientalis* (L.) G. Don fil., *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. и др. (Долуханов, 1960, 1962; Сахокиа, 1980, и др.).

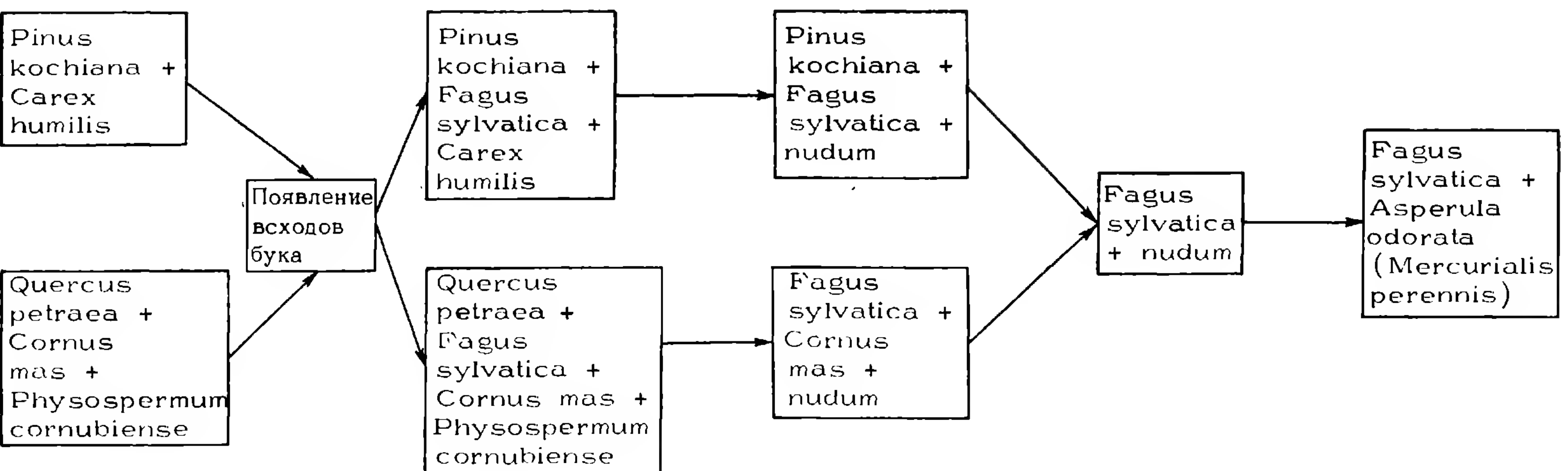
Динамика буковых лесов

Процессы динамики буковых лесов обусловлены конкуренцией видов в ценозах (Сукачев, 1942). Буковые леса представляют большой интерес в плане изучения их сукцессий из-за специфики бука. Этот эдификатор формирует мощное фитогенное поле и обладает экспансивной активностью, в результате чего площади буковых лесов в Крыму расширяются. Буковые сообщества относятся к климаксовым, и в них практически не способен внедриться ни один аллохтонный вид. Лимитирующими факторами, препятствующими снижению границ этих лесов и их расширению, являются климатические (температурный режим и влажность) и чрезмерная хозяйственная деятельность человека. Формирование буковых лесов на месте сосновых или дубовых относится к эндоэкогенетическому типу сукцессий, которая проходит чере\u044d ряд стадий (см. схему).

Как видно из приведенных рядов, вычленяются следующие стадии: 1) возрастание фитоценотической роли *Fagus sylvatica* до уровня доминанта; при этом еще сохраняется доминирующая роль видов сосновых (дубовых) лесов; 2) формирование нижних (подпологовых) ярусов из характерных для буковых лесов патиентов; 3) выпадение из древесного яруса виолентов исходных формаций (*Pinus kochiana* или *Quercus petraea*); 4) формирование буковых лесов с полночленным флористическим составом. Процесс формировании климаксовых ценозов может задерживаться на промежуточных стадиях неопределенно длительное время, но обычно продолжается от нескольких десятков до 200 лет, что зависит от структуры исходных ценозов, активности и конкурентной способности видов, действия природных и антропогенных факторов.

В климаксовых сообществах, характеризующихся, согласно П. Д. Ярошенко (1942), ограниченным изменением, эндоэкогенетические сукцессии сменяются циклическими, описанными для буковых лесов Крыма Поплавской (1925а) и В. Н. Сукачевым (1964) и подробно изученными на примере кавказских буковых лесов Ярошенко (1942) и А. Г. Долухановым (1958). Мы исследовали такие сукцессии на северном макросклоне центральной части Главной гряды Крымских гор. Хотя под пологом бука и наблюдались 1—2-летние побеги этого вида, но они отмирали и подрост не формировался. При достижении буком возраста 200—250 лет происходит естественное отмирание деревьев, растущих друг от друга на расстоянии 10—20 м. В результате этого процесса возникают «окна», которые не перекрываются фитогенными полями соседних деревьев. Таким образом, нарушается целостность фитосреды и появляется новая эконища, которая быстро заселяется густым покровом неморальных травянистых видов. В Крыму в таких окнах мы наблюдали густые заросли *Sanicula europaea*, *Ranunculus constantinopolitanus*, *Asperula odorata*, *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., которые благоприятствуют формированию густого подроста бука. На этой стадии, как показал В. Г. Мишнев (1971), ход циклической

Эндоэкогенетические сукцессии буковых лесов на месте сосновых и дубовых



сукцессии может прерываться вследствие накладки экзогенных сукцессий, вызванных в отдельных случаях чрезмерным количеством животных (оленей, косуль), а также влиянием антропогенных факторов. Однако при естественном ходе сукцессии густой подрост переходит в стадию жердняка, изреживается и формируются мертвопокровные ценозы, которые в зависимости от экологических факторов могут такими и оставаться, либо может сформироваться травяной ярус. Процесс становления типичных буковых лесов, как показал Ярошенко (1942) для Закавказья, длится 50—60, а весь цикл — 250—300 лет. Такой цикл в отличие от континуального процесса восстановления, например, сосновых лесов характеризуется скачкообразными явлениями, обусловленными дискретностью изреживания полога древостоя.

Особый интерес представляет анализ характера перестройки ценозов в ходе этих сукцессий. Напомним, что в геоботанической литературе описаны явления инкумбации и декумбации ярусов, конвергенции, реверсии и инверсии растительных сообществ (Шенников, 1929; Сочава, 1930; Синская, 1933; Ярошенко, 1942; Корчагин, 1976, и др.). Однако этим не ограничивается изменение структуры ценозов, поэтому приводим возможные комбинации, которые мы различаем в ходе вертикальной и горизонтальной перестроек сообществ. При вертикальной возможны: 1) инкумбация (совмещение автономных или чуждых ярусов); 2) декумбация — расхождение (выпадение) ярусов; 3) рекумбация — формирование характерного для данного типа сообществ яруса. При горизонтальной перестройке наблюдаются: 1) ингрессия — появление нового доминанта; 2) дегрессия — выпадение доминанта; 3) инверсия — изменение доминирующей роли вида, в результате чего доминанты меняются местами; 4) реверсия — восстановление характерного доминанта.

В ходе сукцессий буковых лесов наблюдаются все описанные явления в определенной последовательности, что зависит от типа сукцессии, внутренней организации ценоза и его взаимоотношений с предшествующим. Описанная эндоэкогенетическая сукцессия характеризуется следующей вертикальной перестройкой ценоза: инкумбацией древесных ярусов соснового и букового лесов → декумбацией древесного и травяного ярусов соснового леса → рекумбацией травяного яруса букового леса. При этом происходит следующая горизонтальная перестройка ценоза: ингрессия бука → инверсия бука и сосны → дегрессия сосны и травяного яруса соснового леса → реверсия травяного яруса букового леса. Циклическая сукцессия ведет к следующему изменению вертикальной структуры ценозов: декумбации бука → рекумбации травяного яруса → рекумбации бука → декумбации травяного яруса и т. д. Одновременно наблюдается горизонтальная перестройка ценоза: дегрессия бука → ингрессия доминантов травяного яруса окон → реверсии бука и доминантов характерного травяного яруса → инверсия характерного для лесов травяного яруса и доминантов окон → дегрессия доминантов травяного яруса окон.

Такой подход исследования динамики ценозов позволяет установить временные параметры протекания сукцессий, подойти к вопросам их моделирования и прогнозирования.

ЛИТЕРАТУРА

Вульф Е. В. К флоре вершин Крымских гор. — Тр. Нац. заповед. в Крыму. Симферополь, 1919. 12 с. — *Дидух Я. П.* Проблемы активности видов растений. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 7, с. 925—935. — *Дидух Я. П.* Систематика и история развития бука и буковых лесов Горного Крыма. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 8, с. 1040—1050. — *Дідух Я. П., Вакаренко Л. П.* Еколого-ценотична характеристика *Cyclamen kuznetzovii* Kotov et Czernova (*Primulaceae*), що зростає в Гірському Криму. — Укр. бот. журн., 1982, т. 39, № 1, с. 31—33. — *Дидух Я. П., Шеляг-Сосонко Ю. Р.* Карадагский государственный заповедник. Растительный мир. Киев: Наук. думка, 1982. 152 с. — *Долуханов А. Г.* О некоторых закономерностях формирования и смен основных формаций лесной растительности Кавказа. — Тр. Тбил. бот. ин-та, 1958, т. 19, с. 71—129. — *Долуханов А. Г.* Папоротниковые бучины Кавказа. — Тр. МОИП, отд. биол., 1960, т. 3, с. 95—108. — *Долуханов А. Г.* Влияние высоты над уровнем моря на особенности ценотического состава буковых лесов в горах Грузии. — Пробл. бот. Т. 6. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 232—241. — *Корженевский В. В., Киселев О. А.* Фитоценосистема восточнобуковых лесов южного макросклона Главной гряды Крымских гор. — В кн.: Структура растительности и биоэкология растений Крыма. Ялта, 1982, с. 26—35. — *Корчагин А. А.* Строение растительных сообществ. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 5. Л.: Наука, 1976, с. 7—313. — *Кочкин М. А.* Почвы, леса и климат Гор-

ного Крыма и пути их рационального использования. М.: Колос, 1967. 368 с. — *Мишич В.* Реликтовые полидоминантные сообщества с буком и их значение для объяснения происхождения, развития и ценологической дифференциации современных буковых лесов Балканского полуострова. — В кн.: Тр. Тбил. ин-та леса, 1974, т. 21, с. 116—127. — *Мишич В.*, *Бондев И.* Буковые леса восточной Югославии и Болгарии. — В кн.: Problems of Balkan flora and vegetation. Sofia, 1975, p. 311—320. — *Мишнев В. Г.* Заповедные буковые леса, их состояние и перспектива. — Лесоведение, 1971, № 1, с. 24—31. — *Поплавская Г. И.* Материалы по изучению растительности Крымского государственного заповедника. — Тр. по изуч. заповед. Вып. 2. М., 1925а. 89 с. — *Поплавская Г. И.* К вопросу о характере верхней границы бука в Крыму. — Журн. Русск. бот. об-ва, 1925б, т. 10, № 1—2, с. 105—120. — *Поплавская Г. И.* Растительность Горного Крыма. — Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, Геоботаника, 1948, т. 3, вып. 5, с. 7—88. — *Посохов П. П.* Верхняя граница лесов в горах Крыма. — Бот. журн., 1963, т. 48, № 10, с. 1438—1456. — *Сахокиа М. Ф.* Евксинские широколиственные леса. — В кн.: Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980, с. 183—188. — *Синская Е. Н.* Основные черты эволюции лесной растительности Кавказа в связи с историей видов. — Бот. журн., 1933, т. 18, № 5, с. 370—406; № 6, с. 487—515. — *Сочава В. Б.* К фитосоциологии темнохвойного леса. — Журн. Русск. бот. об-ва, 1930, т. 15, вып. 1—2, с. 7—41. — *Сукачев В. Н.* Идея развития в фитоценологии. — Сов. бот., 1942, № 1—3, с. 5—17. — *Сукачев В. Н.* Динамика лесных биогеоценозов. — В кн.: Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука, 1964, с. 458—486. — *Торопова Н. А.* Развитие заросли пролесника — *Mercurialis perennis* L. (*Euphorbiaceae*). — Бот. журн., 1977, т. 62, № 10, с. 1433—1440. — *Шеляг-Сосонко Ю. Р.*, *Дидух Я. П.* Применение системно-структурного метода при исследовании флор. — В кн.: Актуальные вопросы современной ботаники. Киев: Наук. думка, 1979, с. 3—11. — *Шеляг-Сосонко Ю. Р.*, *Дидух Я. П.* Ялтинский горно-лесной государственный заповедник. Ботанико-географический очерк. Киев: Наук. думка. 1980. 183 с. — *Шенников А. П.* О конвергенции среди растительных ассоциаций. — В кн.: Очерки по фитосоциологии и фитогеографии. М.: Новая деревня, 1929, с. 101—119. — *Ярошенко П. Д.* О сменах растительности в лесной области Закавказья. — Изв. Арм. фил. АН СССР, 1942, № 7 (21), с. 31—46. — *Beldie A.* Flora şi vegetatia muntilor bucegi. Acad. Republici Socialiste România, 1967. 578 p.— *Borhidi A.* Die Zönologie des Verbandes Fagion illyricum. II. Systematische Teil. — Acta Bot. Acad. Sci. Hungar., 1965, t. 11, f. 1—2, S. 53—102. — *Horvat I.* Die Grenze der mediterranen und mitteleuropäischen Vegetation in Südosteuropas im Lichte neuer Pflanzensoziologischer Forschungen. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 1962, Bd 75, Hf 3, S. 91—104. — *Horvat I.*, *Glavac V.*, *Ellenberg H.* Vegetation Südosteuropas. — Geobot. Selecta, Bd 4. Stuttgart: Verlag Gustav Fischer, 1974. 768 S. — *Moor M.* Zur Systematik der Querco-Fagetea. — Mitteilungen der floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft, Hf 8. 1960, S. 263—293. — *Rübel E.* Zusammenfassende Schlussbetrachtung zur Vortragsrunde über die Buchenwälder Europas. — In: Die Buchenwälder Europas. Veröffentlichungen des geobotanisches Institutes Rübel in Zürich. Hf 8. Bern; Berlin: Verlag Hans Huber, 1932, S. 490—502. — *Soó R.* Systematische Übersicht der pannonischen Pflanzengesellschaften. Vol. 5. Die Gebirgswälder. I. — Acta Bot. Acad. Sci. Hung., 1962, vol. 8, fasc. 3—4, S. 335—366. — *Soó R.* Bulgarische Pflanzengesellschaften. II. — An. Univ. Sci. Budapest, Sect. Biol., 1963, t. 6, S. 175—186. — *Soó R.* Die Regionalen Fagion-Verbande und Gesellschaften Südosteuropas. Budapest: Akad. Kiado, 1964. 104 S. — *Stojanoff N.* The beech woods of the Balkan Peninsula. — In: Die Buchenwälder Europas. Veröffentlichungen des geobotanisches Institutes Rübel in Zürich. Hf 8. Bern; Berlin: Verlag Hans Huber, 1932, S. 182—218.

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 20 II 1984.

SUMMARY

On the basis of the analysis of systematic, geographical, biomorphological, ecological, and coenotical structures of the Crimean beech forest flora it is inferred that the latter are floristically isolated as regarding other syntaxa, which is accounted for the specificity of phytoenvironment. Phytocoenotical characteristics of beech forests of the Mountainous Crimea in general and of separate associations are given. Endoecogenetic and cyclic successions, vertical and horizontal reorganization of coenoses in the course of their formation are shown.

УДК 539.92 : 634.94 (234.421.1) (477)

Л. И. Милкина

МЕЗОСТРУКТУРА КОРЕННОГО ЛЕСНОГО ПОКРОВА БАССЕЙНА р. ПРУТ (УКРАИНСКИЕ КАРПАТЫ) И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЕЕ ФОРМИРОВАНИЯ

L. I. MILKINA. MESOSTRUCTURE OF INDIGENOUS FOREST CANOPY IN THE PROUT RIVER BASIN (UKRAINIAN CARPATHIANS) AND PATTERNS OF ITS FORMATION

Бассейн р. Прут является геоботаническим эталоном для почти всего северо-восточного и значительной части юго-западного макросклонов Украинских Карпат. Здесь наблюдается полосчатая инверсионная мезоструктура коренного лесного покрова. Климатически обусловленные еловые леса образуют отдельные, изолированные полосы и очаги, которые перемежаются с полосами буковых, пихтовых и литологически обусловленных еловых ценозов. В умеренной и прохладной климатических зонах ценозы формаций Fageta sylvaticae, Abieteta albae, Piceeta abietis обнаруживают связь с определенными типами и подтипами почв и литологически замещают друг друга; их пространственное распределение здесь связано с геологическим строением местности.

Вопрос о мезоструктуре коренного растительного покрова, т. е. о размещении определенных формаций и субформаций внутри геоботанических районов и высотно-климатических поясов, является частью программы детального геоботанического изучения горных регионов, предусмотренной проектом МАВ-6. В Украинских Карпатах, где большая часть естественных буковых, пихтовых и смешанных еловых древостоев замещена производными биологически неустойчивыми и страдающими от ветровала чистыми ельниками, эти исследования имеют особую практическую значимость: они являются основой для реконструктивного геоботанического картирования, в котором глубоко заинтересовано современное лесное хозяйство, ориентированное на повышение устойчивости и производительности лесов, на сохранение их средообразующих и средорегулирующих функций и связывающее решение этих задач с восстановлением на значительных площадях ценозов, аналогичных или близких к коренным.

Бассейн р. Прут с этой точки зрения интересен прежде всего тем, что, пересекая в поперечном направлении весь северо-восточный макросклон Украинских Карпат от их наивысшей вершины до равнинного Предкарпатья, он является своеобразным геоботаническим эталоном почти для 75 % площади северо-восточного и значительной части юго-западного макросклонов этого региона: установленные здесь особенности экологической приуроченности лесов определенных типов и закономерности формирования коренного лесного покрова могут быть с полным правом экстраполированы на сопредельные экологически изопотенциальные территории, находящиеся в одних и тех же климатических зонах и характеризующиеся аналогичными рельефом, геологическим строением и почвами. Кроме того, здесь сосредоточена основная часть организованного в 1980 г. Карпатского государственного природного парка, в хозяйственной программе которого лесовосстановительные работы занимают одно из первых мест.

Геоботанической ситуации в бассейне р. Прут в целом посвящена всего одна работа (Якимчук, 1972), в другой (Улановский, 1957) речь идет лишь о нижней трети этой территории. Оба автора отмечают, что в бассейне р. Прут наблюдаются отступления от генерализованной схемы высотного распределения растительности, согласно которой буковые леса должны быть сосредоточены в ниж-

ней части склонов наиболее теплых передовых хребтов, еловые леса — на границе с субальпийским поясом, а смешанные — занимать промежуточные между ними гипсометрические уровни и располагаться в средней части бассейна. Такое своеобразное распределение лесной растительности исследователи связывают с климатическими инверсиями, которые впрочем не подтверждены метеорологическими наблюдениями, а лишь подразумеваются на основе геоботанических инверсий.

Приводимые в научных публикациях сведения о растительности Карпат, по которым можно было бы a priori составить представление о мезоструктуре их коренного лесного покрова, в том числе и бассейна р. Прут, весьма противоречивы. Не имея возможности подробно проанализировать имеющуюся информацию, приведем лишь отдельные примеры. Так, в проекте крупномасштабной геоботанической карты Карпат (Артемчук и др., 1963) пихтовые и сосновые ценозы отнесены вместе с монодоминантными ельниками к верхнегорному поясу темнохвойных лесов, тогда как в других работах (Шевченко, 1957; Голубець, Малиновський, 1968) отмечается, что пихтарники и сосняки вместе со значительной частью буковых ценозов концентрируются на нижних гипсометрических уровнях. В сводных геоботанических публикациях об Украинских Карпатах (Голубец и др., 1965; Голубець, Малиновський, 1968; Шеляг-Сосонко и др., 1982) утверждается, что на северо-восточном макросклоне этого региона с поднятием над уровнем моря и продвижением от предгорий в глубь гор наблюдаются постепенное снижение эдификаторной роли бука и пихты и такое же постепенное возрастание роли ели в составе коренных фитоценозов. Соответствующая этой точке зрения макроструктура коренного растительного покрова отображена на мелкомасштабной реконструктивной геоботанической карте (Голубець, Малиновський, 1968).

В то же время в ряде работ (Федец, 1959; Федець, 1963; Косец, 1967; Милкина, 1972, 1979; Мілкіна, 1980, и др.) содержатся сведения о том, что при детальных исследованиях отступления от этой схемы проявляются скорее как правило, нежели как исключение. Однако это положение не подтверждено в достаточной мере материалами синэкологических исследований и не проиллюстрировано крупномасштабными картографическими материалами и эколого-геоботаническими профилями, которые не только дают самое наглядное представление об особенностях и закономерностях размещения фитоценозов определенных типов, но и имеют методическое значение при установлении закономерностей формирования мезоструктуры растительного покрова других горных регионов. Настоящая работа в какой-то мере может восполнить существующий пробел.

Исследования проводили детально-маршрутным методом несколькими, все более уточняющими этапами, начиная с 1965 г., когда значительная часть лесных сообществ в Карпатах еще сохраняла природный облик. Были изучены все массивы коренных и близких к ним лесов старше 100 лет. С целью установления связей между экологическими условиями и фитоценозами определенных типов маршрутные пересечения на каждом рабочем участке прокладывали по полному вертикальному профилю с привязкой описываемых тестплощадок к крупномасштабной геологической карте. При отсутствии коренной растительности на отдельных отрезках высотных и горизонтальных профилей дефицит информации о ней восполнялся исследованиями аналогичных по климату, положению в рельефе и геологическому строению сопредельных территорий. Этот методический прием базируется на одном из основных постулатов фитоценологии, который гласит, что в каждом природно-историческом районе для данного типа биотопа характерен лишь один тип фитоценоза, являющийся климаксовым (Кюхлер, 1971). Установленная ранее (Милкина, 1972, 1973, 1983; Мілкіна, 1976) региональная зависимость между характером коренной растительности и почвообразующими геологическими субстратами дополнена исследованиями связей между этими субстратами и сформировавшимися на них почвами, что позволило обнаружить более тонкие экологические факторы, влияющие как на горизонтальное, так и на вертикальное распределение растительности. Дополнительные исследования в этом плане проведены в идентичных эколого-геоботанических условиях сопредельного бассейна р. Черемош при корректировке

материалов крупномасштабных реконструктивных почвенно-лесотипологических съемок, осуществлявшихся комплексной экспедицией Украинского лесоустроительного предприятия под научно-методическим руководством автора. Полевое изучение более тысячи почвенных ям и прикопок сопровождалось лабораторными анализами физико-механических и химических свойств почв и почвообразующих пород из 108 полнопрофильных разрезов, включая почвообразующие породы.

Бассейн р. Прут, протяженность которого на плане составляет 50, а ширина колеблется от 10 до 30 км, занимает части четырех геоморфологических районов (Цысь, 1966). От краевого уступа Карпат до бассейна р. Жонки это Предгорганское низкогорье (рис. 1), где высоты редко превышают 1000 м; дальше к югу находятся средневысотные Скибовые Горганы (гора Сыняк — 1665 м), за которыми чуть севернее пос. Ворохта начинается Ворохта-Путильское низкогорье с высотами порядка 900—1000 м (рис. 2). Южная часть бассейна относится к Черногоре — самому высокому району Украинских Карпат (гора Говерла — 2061 м).

По М. С. Андрианову (Андріанов, 1968), лесная территория бассейна расположена преимущественно в умеренной и прохладной климатических зонах; меньшая часть ее, где высоты достигают 1200—1250 м над ур. м., относится к умеренно холодной зоне; главный же хр. Черногоры и склоны хребтов выше 1250 м принадлежат к холодной зоне.

Геологическое строение бассейна типично для 99 % площади северо-восточного макросклона Карпат («Геологическое строение. . .», 1971; «Геологическая карта. . .», 1977). Он сложен флишем, т. е. комплексом осадочных горных пород — песчаников, алевролитов, аргиллитов, мергелей и других, которые образуют в разных сочетаниях и чередованиях литологически сравнительно однородные толщи — свиты. Одноименные горные породы, составляющие различные свиты, различаются по физическим и химическим особенностям — по устойчивости к выветриванию, содержанию реликтового органического вещества, глауконита, слюд, карбонатов кальция и магния, по набору и количеству других минералов, являющихся источниками значительной части почвенных коллоидов, калия, кальция, фосфора и других элементов минерального питания растений. Свиты тянутся с северо-запада на юго-восток. Одинаковые свиты редко образуют единый контур, а обычно проходят несколькими отделенными друг от друга полосами, ритмично и многократно чередуясь с отложениями других типов. В северной части бассейна, относящейся к Скибовой тектонической зоне, геологические ритмы образованы последовательно сменяющими друг друга отложениями стрыйской (Str), ямненской (Jmn), манявской (Mnv), выгодской (Vgd), быстрицкой (Bst), менилитовой (Mnl) и верецкой (Vrc) свит. В южной части бассейна, которая является частью Черногорской тектонической зоны, ритмы образованы шипотской (Špt), яловецкой (Jlc) и черногорской (Črn) свитами. Между территориями, занятыми этими разнородными ритмами, проходят кросненская (Kr), гнилецкая (Hnl), топильчанская (Tpl) и скуповская (Scp) свиты. Первая относится к Скибовой зоне, остальные три — к Черногорской.

С ботанико-географической точки зрения важно отметить, что некоторые свиты (Str, Mnl, Črn и др.) не являются однородными по всей толще, а подразделяются на отличающиеся друг от друга литологические комплексы — подсвиты, горизонты и пачки.

Несмотря на столь, казалось бы, сложную геологическую ситуацию, среди коренных отложений в бассейне р. Прут можно выделить три крупные, более или менее резко очерченные группы, каждая из которых характеризуется специфическим почвообразующим эффектом и особо четко определяет характер соответствующей ей коренной растительности.

Первую группу геологических субстратов образуют карбонатные и сильноизвестковистые толщи (Str, Bst, Vrc, Kr, Hnl, Scp). В полосах их прохождения в умеренной и прохладной зонах господствуют типичные буроземы. Это мезо- и эвтрофные, обычно слабовыщелоченные и остаточно-насыщенные почвы, характеризующиеся сниженной кислотностью, высокими емкостью (20—30 мг-экв на 100 г почвы) и степенью насыщенности (от 42—85 % в горизонте A_1 до 80—98 % в горизонте C) сорбционного комплекса основаниями,

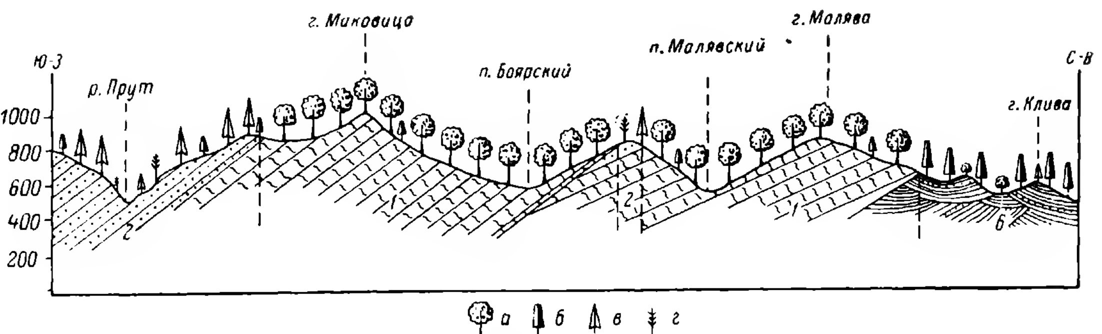


Рис. 1. Распределение растительности в Предгорганском низкогорье.

1 — стрыйская свита, *2* — ямненская, *6* — менилитовая; *а* — бук, *б* — пихта, *в* — ель, *г* — кедр европейский (*крупные* значки — для доминирующих древесных пород, *мелкие* — для примесных).

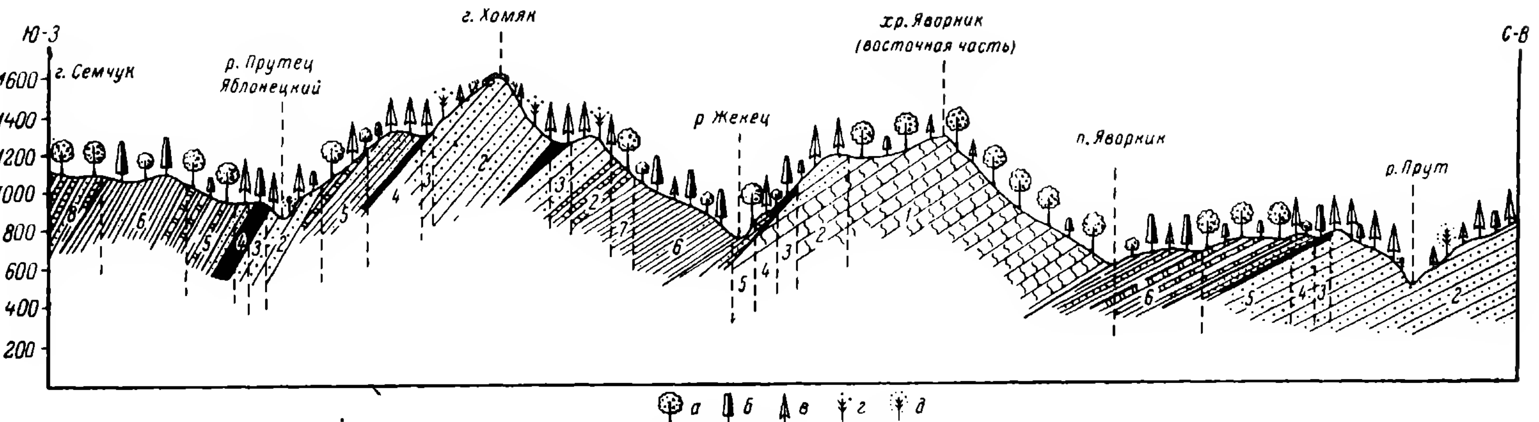


Рис. 2. Распределение растительности в Скибовых Горганах.

1, 2, 6 и *а—г* — то же, что на рис. 1; *3* — манявская свита, *4* — выгодская, *5* — быстрицкая, *7* — верецкая, *8* — нижнекросненская подсвита; *д* — сосна обыкновенная,

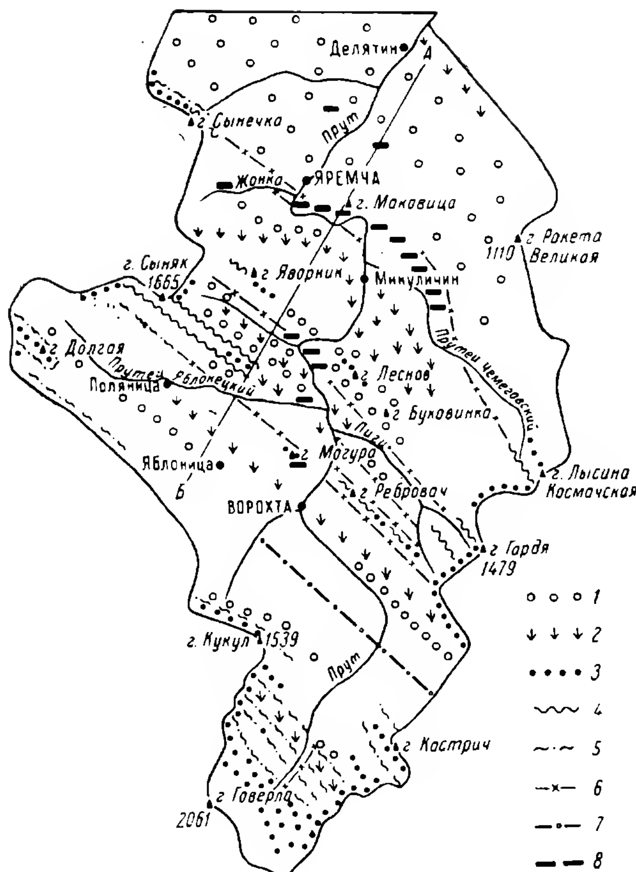


Рис. 3. Горизонтальное сложение растительного покрова.

1 — буковые леса, 2 — пихтовые леса, 3 — климатогенные монодоминантные еловые леса, 4 — кедрово-еловые леса, 5 — климатогенные смешанные леса с буком и пихтой, 6 — литогенные пихтово-еловые, пихтово-кедрово-еловые и монодоминантные еловые леса, 7 — эдафически обусловленные (переувлажненные) еловые леса, 8 — сосновые леса, *АБ* — направление профиля, показанного на рис. 1 и 2.

а также увеличением этих показателей по направлению к почвообразующей породе. В сорбционном комплексе преобладает кальций, содержание которого значительно превосходит содержание магния. Алюминий, как правило, либо не отмечается вообще, либо присутствует в незначительном по сравнению с кальцием количестве.

Общим для всех карбонатных и сильноизвестковистых отложений является то, что в умеренной и прохладной климатических зонах Карпат к ним приурочены буковые леса (Fageta sylvaticae) — монодоминантные и с примесью *Abies alba* Mill. и *Picea abies* (L.) Karst. На отложениях стрыйской свиты, которая в бассейне р. Прут проходит двумя широкими полосами по краевым хребтам, буковые ценозы поднимаются от главной речной долины до пригребневых склонов. На солярных участках здесь соэдификатором становится *Carpinus betulus* L. Затем буковые сообщества повторяются уже на флише быстрицкой и верецкой свит (рис. 2, 3), причем на северном склоне массивного хребта с горой Сыняк они отмечены выше 1200 м, а на менее высоких хребтах в правобережной части бассейна р. Прут буковые леса на этих высотах уже сменяются пихтово-буково-еловыми, буково-еловыми, а затем — и чисто еловыми ценозами. По широким, сначала до 10 км, а затем суживающимся полосам кросненских отложений буковые массивы тянутся вдоль Главного карпатского водораздела через хребты с вершинами Великая Равка (1301 м), Пикуй (1408 м), Бердо (1197 м), Довжка (1058 м) в верховья рек Ломница и Быстрица Надворнянская, а затем входят в бассейн р. Прут в его средней части и отсюда идут в юго-восточном направлении в соседний бассейн р. Черемош. Последний буковый очаг отмечается на хр. Озир-

ном в верхней части бассейна р. Прут, где он приурочен к песчанистым известнякам гнилецкой свиты. Это остаток вырубленного после второй мировой войны крупного массива, который своей болвшей частью находился в бассейне р. Черемош.

Вторая группа геологических субстратов включает практически безызвестковистые или очень слабоизвестковистые песчаниковые отложения (Jmn, Tpl, Črn). На них наблюдаются крупнокаменистые и глыбовые россыпи и господствуют олиго- и дистрофные почвы, профили которых дифференцированы по подзолистому типу. Для этих почв характерны легкосуглинистый или супесчаный механический состав, сильная (50—90 %) скелетность всего профиля и, как правило, очень кислая реакция почвенного раствора во всех горизонтах, низкие (меньше 10 мг-экв на 100 г почвы) емкость и насыщенность (5—30 %) сорбционного комплекса основаниями, уменьшающиеся к тому же по направлению к породе, а также повышенное в несколько раз по сравнению с кальцием суммарное содержание в сорбционном комплексе алюминия и магния.

Несмотря на то что по запасам калия и фосфора почвы второй группы близки к типичным буроземам, фитоценотические позиции бука здесь существенно ослаблены, и он либо переходит в разряд ассектаторов, либо вообще выпадает из состава растительных сообществ. Пихта на горно-лесных подзолистых почвах является доминантом ценозов лишь в наиболее благоприятных климатических условиях умеренной зоны, т. е. на низких передовых хребтах Карпат (бассейн потока Любижня, междуречье Прута и Ославы и др.). И потому роль основного ценозообразователя переходит к ели как виду, менее требовательному к почвенному богатству по сравнению с буком и пихтой. В качестве содоминантов выступают проходящие полный жизненный цикл *Pinus cembra* L., *P. sylvestris* L. и *Abies alba*. Бук, если он встречается, очень угнетен, подвержен раннему биологическому старению и, как правило, не достигает генеративной стадии развития. Такие коренные низкогорные еловые сообщества мы называем литологически обусловленными, или литогенными, в отличие от климатически обусловленных (климатогенных) ельников, которые распространены на границе с субальпийским поясом.

Неблагоприятные физические особенности почв на практически безызвестковистых кварцевых песчаниках обусловливают резкую контрастность в увлажнении северных и южных мезосклонов, и на более сухих открытых местоположениях вдоль широких речных долин литогенные ельники сменяются сосновыми ценозами (Pineta sylvestris).

Очаги сосняков поднимаются в Карпатах до 1250 м над ур. м., что наблюдается, например, в урочище Сынява в бассейне р. Черемош на юго-восточном продолжении той полосы ямненских песчаников, которая в бассейне р. Прут проходит через левобережье потока Пиги. В бассейне Прута верхние пределы сосняков находятся на высоте около 1000 м. На несколько более влажных юго-западных и юго-восточных склонах монодоминантные сосновые ценозы сменяются елово-сосновыми и пихтово-елово-сосновыми, которые не занимают больших площадей, а затем — небольшими участками пихтово-сосново-еловых и сосново-пихтово-еловых сообществ. На теневых склонах и легкосуглинистых горно-лесных подзолистых почвах распространены пихтово-еловые леса, которые выше 1250 м над ур. м. сменяются кедрово-еловыми сообществами.

Фитоценозы с участием кедра европейского сохранились в давно и плотно заселенном бассейне Прута гораздо хуже, чем в бассейнах других карпатских рек. На сегодня самое низкое местопроизрастание этого вида отмечается здесь в правобережной части бассейна р. Прутец Чемеговский на высоте 1000 м, но на хребте с вершиной Сыглис (1316 м) в бассейне р. Илемки, на юго-западных отрогах горы Неридув (1553 м) в бассейне р. Мшаны, в урочище Черник в бассейне р. Быстрицы Надворнянской кедр европейский отмечается на высоте всего 800 м над ур. м. И поскольку высотные диапазоны кедра и пихты на горно-лесных подзолистых почвах значительно перекрывают друг друга, есть все основания полагать, что ниже кедрово-еловых лесов в бассейне р. Прут довольно значительные площади были заняты в прошлом ельниками с участием обеих этих пород. Тем более что в настоящее время пихтово-кедрово-еловые и кедрово-пихтово-еловые ценозы еще отмечаются на высоте 800—1250 м в экологически

изопотенциальных условиях северо-восточного макросклона Карпат (урочища Сынява, Верх-Черник, Садки, отроги горы Сывуля — 1836 м, и т. д.).

Полосы литогенных хвойных лесов вносят особо заметный «возмущающий» эффект в климатически обусловленное высотное распределение растительности. В бассейне Прута они являются одними из наиболее широких и занимают одинаковые топографические позиции с лесными ценозами других формаций (см. рис. 1, 2).

Третий тип почвенно-экологических условий связан с первым широким переходным спектром выщелоченных почв. Он наблюдается на геологических субстратах, которые являются гораздо менее известковистыми, чем отложения первой группы, и в то же время более мягкими, нежели литологические комплексы второй группы (Mnl, Mnv, Špt, Jlc, мягкие пачки Črn, Tpl и отдельные нетипичные разрезы стрыйской свиты). Для коренных отложений третьей группы характерна также обогащенность глауконитом и реликтовым органическим веществом. На них распространены бурые и темно-бурые кислые, реже — кислые грубогумусные и скрытоподзолистые буроземы, которые характеризуются, как правило, высокой емкостью сорбционного комплекса (20—30 мг-экв и больше на 100 г почвы по всему профилю) и средней (20—50 %) насыщенностью его основаниями, высокой гидролитической кислотностью (25—30 мг-экв на 100 г почвы), обусловленной значительным содержанием в сорбционном комплексе алюминия, которое во всех горизонтах обычно в 2—5, иногда и в 10 раз превышает содержание кальция, сниженное в свою очередь по сравнению с почвами на сильноизвестковистых отложениях в 4—8 раз. Характерны также повышенное по сравнению с почвами первой группы содержание магния в сорбционном комплексе и то, что даже в глубинных горизонтах разрезов в почвообразующей породе реакция почвенного раствора не бывает нейтральной или близкой к ней. В лучшем случае она слабокислая. По запасам валового калия в мелкоземе почвы третьей группы близки к большинству разрезов типичных буроземов, но по содержанию подвижных соединений этого элемента в верхних частях разрезов они обычно богаче почв под буковыми лесами. Содержание фосфора сходно с таковым в почвах двух первых групп.

В умеренной и прохладной зонах на отложениях и почвах третьей группы коренными являются пихтовые леса с участием бука и ели. Пихтарники на менилитовых сланцах нередко продвигаются на самые передовые хребты Карпат, как это наблюдается, например, в районе Бескид и в Буковинских Карпатах. В бассейне р. Прут они образуют 4 полосы шириной от 0.5 до 3 км. Первая проходит у самого края Карпат, вторая, особо расширенная в восточной части, — южнее пос. Микуличин (рис. 3). Естественные сообщества третьей и четвертой полос практически уничтожены. Пихтовые массивы отмечены также на нетипичной части разреза второй от предгорий полосы стрыйской свиты в правобережной части бассейна р. Прут. Они частично еще сохранились на манявских толщах на его левобережье северо-восточнее горы Магуры. Самая же широкая полоса коренных пихтарников, которые поднимались до 1050—1100 (1150) м над ур. м., была приурочена к шипотским отложениям. С поднятием над уровнем моря они сменялись буково-пихтово-еловыми, а выше 1250—1300 м — чисто еловыми лесами. Последнее установлено в экологически однотипной части бассейна р. Черемош, где крупные 150—180-летние пихтовые массивы сохранялись до 1975 г., тогда как в бассейне р. Прут они еще в начале столетия были почти полностью замещены еловыми культурами.

При анализе эдафической приуроченности ценозов определенных формаций и субформаций, обусловливающей структуру коренного покрова в умеренной и прохладной зонах бассейна Прута, обнаруживается, что местообитания сосняков и литогенных ельников легко диагносцируются по морфологическим признакам почв, тогда как разница между местообитаниями коренных пихтовых и буковых лесов наиболее отчетливо выявляются на уровне подтипов и родов почв, т. е. высших таксономических единиц, выделяемых по признакам химизма («Классификация. . .», 1977). Химизм же почв обнаруживает теснейшую связь с химизмом почвообразующих геологических субстратов, что и сказывается на особенностях не только горизонтального, но и вертикального распределения растительности.

При рассмотрении лесного покрова бассейна р. Прут в целом прежде всего обращает на себя внимание его полосчатая инверсионная мезоструктура, обусловленная геологическим строением местности. В прохладной и умеренной зонах коренные буковые, пихтовые и еловые леса выступают как эдафически замещающие друг друга. В умеренно холодной и холодной зонах эдафически замещают друг друга кедрово-еловые и монодоминантные еловые сообщества. Первые приурочены к почвообразующим породам и почвам второй группы, вторые — к породам и почвам первой и третьей групп. В последнем случае различия в эдафических условиях сказываются на характере покрова. Так, к легкосуглинистым глыбисто-скелетным почвам на теневых склонах приурочены ценозы ассоциации Piceetum dryopteridosum austriacae, на солярных склонах — P. calamagrostidosum, к суглинистым средне- и слабоскелетным — P. luzulosum sylvaticae, к более тяжелым, менее скелетным и часто грунтово-глееватым буроземам — P. athyriosum distentifolii. Влияние геологических субстратов первой и третьей групп на характер покрова нивелируется лишь в автономных и близких к ним местообитаниях с выщелоченными почвами: здесь, как и на субстратах второй группы, господствуют ценозы ассоциации P. myrtilloso-hylocomiosum.

В соответствии с многократным прохождением и общекарпатским простиранием геологических субстратов определенных типов («Геологическая карта. . .», 1977) буковые, пихтовые и литогенные еловые ценозы образуют не монолитные массивы, а перемежающиеся, направленные с северо-запада на юго-восток полосы и очаги, которые наиболее четко выражены в придолинной части бассейна. Начинаясь от долины р. Прут с высоты 500—600 (900) м, они постепенно поднимаются по направлению к водоразделам с р. Быстрица Надворнянская на северо-западе и р. Черемош на юго-востоке до тех пор, пока буковые и пихтовые леса не сменятся климатически обусловленными смешанными с буком и пихтой, затем монодоминантными ельниками, а сосновые, пихтово-еловые, кедрово-пихтово-еловые, пихтово-кедрово-еловые леса — кедрово-еловыми. При этом на геологических субстратах первой группы в составе климатически обусловленных смешанных еловых лесов в качестве содоминанта в первую очередь выступает бук, а на субстратах третьей группы — пихта.

Пихтовые, буковые и литогенные еловые леса в бассейне Прута не занимают каких-то свойственных лишь им топографических позиций. Пихтарники проходят то по нижним частям склонов (на мягких отложениях менилитовой свиты), то поднимаются на средние и даже привершинные их части (на более плотных и слабее выветривающихся шипотских толщах). Буковые ценозы тоже встречаются на всех частях склонов. Влияние мезоэкспозиции на распределение буковых и пихтовых сообществ обнаруживается лишь в глубинных, наиболее холодных частях их ареалов, где они предпочитают южные склоны. В основной зоне своего распространения, т. е. в нижней половине бассейна, буковые леса концентрируются главным образом на северных склонах, что связано с особенностями прохождения соответствующих им геологических субстратов. Ширина их полос здесь связана исключительно с особенностями приповерхностного залегания стрыйских, быстрицких и верецких отложений. Когда, например, стрыйская свита, проходящая через горы Маковица и Малява (см. рис. 1), сильно сужается, перейдя в бассейны рек Быстрица Надворнянская и Черемош, там резко сужается и соответствующая ей полоса коренных буковых лесов.

Климатически обусловленные смешанные ельники с участием бука и пихты, кедрово-еловые и монодоминантные еловые леса умеренно холодной и холодной зон тоже не образуют монолитных массивов. Они идут десятью полосами по гребням и пригребневым склонам далеко отстоящих друг от друга хребтов общекарпатского простирания и на плане чередуются с полосами буковых, пихтовых и литологически обусловленных еловых лесов, нигде, кроме истоков р. Прут, не подходя близко к ее долине. На приподнятых частях восточной и западной границ бассейна многие из этих полос соединяются, образуя массивы, направленные вкрест карпатскому простиранию. Это же направление имеют и литологически обусловленные еловые массивы, приуроченные к типичным подзолам

и горно-лесным подзолистым почвам на песчаниковой морене и песчанистом аллювии, которые внедряются из верховий р. Прут вдоль ее русла и на правобережье потока Кременесчик в полосу пихтовых лесов на отложениях шипотской свиты. Не связаны в своем простирании с общим планом геологического строения Карпат также серо- и черноольшатники (Alneta incanae, A. glutinosae), приуроченные к дерново-глеевым и другим почвам гидрогенного ряда на низких речных террасах.

При поднятии над уровнем моря правильная смена буковых лесов еловыми через топографически промежуточные ступени смешанных ельников в бассейне р. Прут, как и на остальной части северо-восточного макросклона Украинских Карпат, имеет место лишь в тех немногих случаях, где вершины гор, гребни хребтов и их склоны сложены одинаковыми сильноизвестковистыми толщами. Такую картину можно наблюдать на северо-восточном склоне хребта с горой Кукул. Судя по геологическому строению, она имела место и на хребте с горой Долгая, пока леса тут не были сведены под сенокосы и пастбища. Также и постепенная смена коренных пихтовых ценозов смешанными, а затем монодоминантными еловыми наблюдается здесь только в широкой полосе шипотских отложений. На остальной площади бассейна в вертикальном распределении растительности характерны самые разнообразные вариации: над буковыми лесами может появиться полоса пихтарников, от долин как самой р. Прут, так и ее притоков начинаются то буковые, то пихтовые, то литологически обусловленные еловые ценозы. В одних случаях над пихтовой полосой могут находиться литогенные ельники, которые с поднятием над уровнем моря сменяются буковыми лесами, в других — пихтарники сменяются буковыми ценозами. Из-за разновысотного прохождения одинаковых геологических отложений на каждом хребте и на разных склонах одного и того же хребта (см. рис. 1, 2) и даже в разных секторах одного и того же склона наблюдается своя особая мезоструктура коренного растительного покрова.

Учитывая, что бассейн р. Прут в геоботаническом отношении является эталоном для значительной части Украинских Карпат, мы можем понять, почему, приводя схемы высотного распределения растительности всего этого региона, его первые исследователи (Lomnicki, 1868; Zapałowicz, 1889), работавшие в условиях слабоизмененного природного растительного покрова, а за ними и многие современные авторы давали высотно-растительным поясам обобщенные названия: «нижний горный лесной», «верхний горный лесной» и т. п. Это было вызвано не слабой изученностью территории, а учетом очень сложной реальной ботанико-географической ситуации.

Принимая во внимание мезоструктуру естественного растительного покрова и учитывая утверждение М. А. Голубца (1978 : 34) о том, что схемы поясности должны раскрывать «геоботаническую сущность и эколого-географическую обусловленность высотного распределения растительности в горах», по отношению к Украинским Карпатам, и прежде всего к их северо-восточному макросклону, точнее было бы говорить не о поясах, а о высотных ступенях, или уровнях растительного покрова, и выделять ступень буковых, пихтовых и литогенных еловых лесов (от 450 до 1100—1150 м); ступень смешанных еловых и буковых лесов (от 1100—1150 до 1250—1300 м) и ступень монодоминантных еловых и кедрово-еловых лесов (выше 1250—1300 м).

Подводя итоги вышеизложенному, подчеркнем, что исследование факторов и закономерностей формирования мезоструктуры естественного лесного покрова бассейна р. Прут имеет методическое значение: оно показывает, что при существенно трансформированной природной растительности данный вопрос не может быть решен без предварительного изучения эдафической приуроченности ценозов определенных формаций и субформаций и без учета сведений о геологическом строении региона. Отметим также, что эти работы имеют и более широкое значение, поскольку установление связей между почвообразующими геологическими субстратами, почвами и растительностью является основой для построения общей теории структуры биогеоценотического покрова, в том числе теории биогеоценотической поясность горных регионов, и в определенной степени этапом на пути к созданию генетической и функциональной классификаций биогеоценозов.

ЛИТЕРАТУРА

Андріанов М. С. Клімат. — В кн.: Природа Українських Карпат. Львів: Вид-во Львів. ун-ту, 1968, с. 87—101. — *Артемчук И. В., Берко О. Н., Голубец М. А. и др.* К проекту геоботанической карты Украинских Карпат. — В кн.: Геоботаническое картографирование. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 44—48. — *Геологическая* карта Украинских Карпат и прилегающих прогибов. Киев: Киевгеология, 1977. — *Геологическое* строение и горючие ископаемые Украинских Карпат. М.: Недра, 1971. 389 с. — *Голубец М. А.* Ельники Украинских Карпат. Киев: Наук. думка, 1978. 264 с. — *Голубец М. А., Малиновский К. А., Стойко С. М.* Геоботаническое районирование Украинских Карпат. — Докл. и сообщ. Львов. отд-ния геогр. о-ва за 1964 г. Львов: Изд-во Львов. ун-та, 1965, с. 10—13. — *Голубець М. А., Малиновський К. А.* Рослинність. — В кн.: Природа Українських Карпат. Львів: Вид-во Львів. ун-ту, 1968, с. 125—158. — *Классификация* и диагностика почв СССР. М.: Колос, 1977. 223 с. — *Косец Н. И.* Основные закономерности распределения лесной растительности в советских Карпатах и Прикарпатье. — Бот. журн., 1967, т. 52, № 3, с. 317—331. — *Кюхлер А. В.* Карты растительности, их значение и использование: критический анализ. — В кн.: Геоботаническое картографирование. Л.: Наука, 1971, с. 16—29. — *Милкина Л. И.* Растительный покров центральной части Украинских Карпат и некоторые вопросы его восстановления и охраны: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Киев, 1972. 23 с. — *Милкина Л. И.* Значение литологии горных пород для восстановления коренных лесов Украинских Карпат. — Лесоведение, 1973, № 3, с. 47—52. — *Мілкіна Л. І.* Закономірності розподілу корінної рослинності в центральній частині Українських Карпат. — В кн.: Досягнення ботанічної науки на Україні. Київ: Наук. думка, 1976, с. 68—69. — *Милкина Л. И.* О системном подходе в организации природно-заповедного фонда на примере Украинских Карпат. — Бот. журн., 1979, т. 64, № 2, с. 199—210. — *Мілкіна Л. І.* Ботанічні резервати і пам''ятки природи Івано-Франківської області. — В кн.: Охорона природи Українських Карпат та прилеглих територій. Київ: Наук. думка, 1980, с. 142—193. — *Милкина Л. И.* Об экологии и распространении пихтовых лесов в Украинских Карпатах в связи с задачей их картирования и восстановления. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 4, с. 503—513. — *Улановский М. С.* Вертикальная зональность и типы леса Яремчанского лесничества. — Зап. Харьк. с.-х. ин-та, 1957, т. 16, с. 69—76. — *Федец И. Ф.* О лесорастительных условиях и вертикальной поясности лесов Средних Бескид. — Научн. тр. Львов. лесотехн. ин-та, 1959, т. 4, с. 179—185. — *Федець І. П.* Закономірності поширення та продуктивності типів лісу Бескид. — В кн.: Питання екології гірських лісів Карпат. Київ: Держсільгоспвидав, 1963, с. 79—90. — *Цысь П. Н.* Геоморфология. — В кн.: Геология СССР. Т. 48. Карпаты. М.: Недра, 1966, с. 441—464. — *Шевченко С. В.* Типы горных лесов Горган. — Научн. тр. Львов. лесотехн. ин-та, 1957, т. 3, с. 194—216. — *Шеляг-Сосонко Ю. Р., Осычнюк В. В., Андриенко Т. А.* География растительного покрова Украины. Киев: Наук. думка, 1982. 288 с. — *Якимчук М. К.* Лісова рослинність долини верхньої течії р. Прут. — Укр. бот. журн., 1972, т. 29, № 5, с. 641—646. — *Lomnicki M.* Wycieczka na Czarnogóre. — Sprawozd. Kom. Fizyogr. (Kraków), 1868, S. 132—150. — *Zapałowicz H.* Roślinna szata Gór Pokucko-Marmaroskich. — Sprawozd. Kom. Fizyogr. (Kraków), 1889, t. 24, S. 3—389.

Львовское отделение
Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР.

Получено 1 XII 1983.

SUMMARY

The Prout River basin is considered to be geobotanical pattern for almost all north-eastern part and to a large extent the south-western part of the macroslope of the Ukrainian Carpathians. Stripped inversional mesostructure of indigenous forest canopy is observed here. Climatically determined spruce forests form separate isolated stripes and spots, alternated by the stripes of beech, fir and spruce coenoses, the latter to be determined by litholite ground.

In moderate and cool climate zones coenoses of the formations of Fageta sylvaticae, Abieteta albae, Piceeta abietis are indicative of the connections with certain types and subtypes of soils and show themselves as being lithologically substituted by one another. Their spatial distribution is connected with the geological structure of the locality.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582 : 576.312.37

В. Г. Гриф, С. К. Черепанов, Е. М. Валович, Н. Н. Беляева

БИОСИСТЕМАТИКА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *TRILLIUM* (*TRILLIACEAE*), ПРОИЗРАСТАЮЩИХ В СССР

V. G. GRIF, S. K. CHEREPANOV, E. M. VALOVICH, N. N. BELYAYEVA. BIOSYSTEMATICS OF THE SOME SPECIES OF THE GENUS *TRILLIUM* (*TRILLIACEAE*) GROWING IN THE USSR

На территории советского Дальнего Востока род *Trillium* представлен 4 или 5 видами и одним межвидовым гибридом. Проведен анализ четырех популяций диплоидного вида *Trillium camschatcense* из разных мест обитания. Показано, что по морфологическим признакам и по рисунку гетерохроматиновых сегментов метафазных хромосом имеются основания считать, что сахалинско-кунаширская популяция *T. camschatcense* заслуживает выделения в самостоятельный новый вид. Рассматривается вопрос о произрастании на территории СССР гексаплоидного вида *T. smallii*.

Род *Trillium* L., насчитывающий около 50 видов, широко распространен в Северной Америке (более 40 видов) и в Восточной Азии, от Камчатки до о. Тайвань, а также в Гималаях. В Азии этот род представлен 6 видами и 3 межвидовыми гибридами.[1]

Все американские виды рода *Trillium* — диплоиды с соматическим числом хромосом — 10 (Freeman, 1975, и др.), тогда как в Азии только один диплоидный вид — *T. camschatcense* Ker-Gawl. — 2n=10, а остальные виды и гибриды три-, тетра- и гексаплоиды. В Азии род представлен тремя тетраплоидными видами: *T. apetalon* Makino, *T. govanianum* Wall. ex Royle — эндемик Гималаев, *T. tschonoskii* Maxim. (2n=4x=20); двумя гексаплоидными: *T. rhombifolium* Kom. и *T. smallii* Maxim. (2n=6x=30) и тремя гибридами: *T.*×*hagae* Miyabe et Tatew., встречающимся в двух формах — триплоидной (2n=3x=15) и гексаплоидной (2n=6x=30), *T.*×*miyabeanum* Tatew. — тетраплоид с 2n=4x=20 и *T.*×*yezoense* Tatew. — триплоид с 2n=3x=15 (Haga, Kurabayashi, 1953; Kurabayashi, 1958; Samejima J., Samejima K., 1962; Hara, 1966; Kurosawa, 1971; Haga, 1974; Haga, Watanabe, Kanazava, 1974; Mehra, Sachdeva, 1976; Гриф и др., 1977).

На территории советского Дальнего Востока род *Trillium* представлен 4 или 5 видами и одним межвидовым гибридом. *T. apetalon* (2n=20) встречается на средних и южных Курилах и в южной части о. Сахалин (Samejima J., Samejima K., 1962). Другой тетраплоидный вид *T. tschonoskii* произрастает только на юге Сахалина, там же встречается межвидовой гибрид *T.*×*hagae*. В Южном Приморье растет гексаплоидный вид *T. rhombifolium*, который ранее был ошибочно отнесен В. Н. Ворошиловым (1966) в синонимы к диплоидному виду *T. camschatcense* (Гриф и др., 1977). Последний широко распространен на Дальнем Востоке от Камчатки до японских островов Хоккайдо и Хонсю, т. е. более чем на 3000 км, и заходит в Хабаровский край (низовья Амура).

Что же касается еще одного гексаплоидного вида — *T. smallii* Maxim. (=*T. amabile* Miyabe et Tatew.), то вопрос о его произрастании на территории Советского Союза остается еще не решенным. По данным J. Samejima и K. Samejima (1962), этот вид распространен на Курилах, южном Сахалине и о. Хок-

[1] В Японии на о. Хоккайдо встречается монотипный гибридный род *Kinugasa* Miyabe et Tatew., который является гибридом *Paris*× *Trillium*. *K. japonica* Miyabe et Tatew. имеет 2n=8x=40, геном $K_2K_2TTP_1P_1P_2P_2$ (Fukuda, 1969).

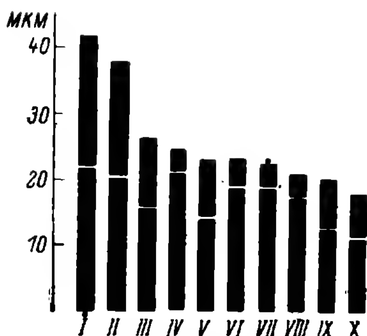


Рис. 1. Идиограмма гаплоидного набора метафазных хромосом *Trillium apetalon*.

кайдо, однако M. Kurabayashi (1958) указывает его только для Хоккайдо.

Нами было проведено кариологическое изучение растений *T. smallii* (?) с о. Сахалина (гора Чехова в районе г. Южно-Сахалинска) и с о. Итуруп (гора Баранского). В обоих случаях соматическое число хромосом оказалось 20, а не 30, что соответствует тетраплоидному виду *T. apetalon*. На рис. 1 представлена идиограмма гаплоидного набора хромосом исследованных нами растений. Кариотип этих растений характеризуется следующим образом: I и II наиболее крупные пары хромосом — метацентрики с центромерными индексами (I^c) 46.9 и 45.8 соответственно; кроме того, на длинном плече хромосом первой пары наблюдается маленький спутник; III пара хромосом — тоже метацентрики, но значительно меньше хромосом двух первых пар и более асимметричны (I^c=39.1); IV—VIII пары различаются незначительно по длине, но хорошо по положению центромерной перетяжки: IV пара — субакроцентрики с I^c=14.5, V — субметацентрики с I^c=38.1, VI—VIII пары — субакроцентрики с центромерными индексами 18.8, 13.7 и 15.2 соответственно; на коротком плече VII пары отмечен сидячий спутник; IX — субметацентрики (I^c=34.7) и X — метацентрики (I^c=38.0).[2] Эти данные хорошо совпадают с описанием кариотипа *T. apetalon*, приведенным T. Haga (1974) и другими авторами.

Разделение *T. smallii* и *T. apetalon* по их кариотипам сделано сравнительно недавно (Kurabayashi, 1958; Uchino, 1973; Haga, 1974, и др.). В этих работах для *T. apetalon* приводится соматическое число хромосом 20 и геномный состав SSUU, а для *T. smallii* 2n=30 и геном K_2K_2SSUU. Этот геном для *T. smallii* уточнен A. Uchino (1980) как K_1K_1SSUU, т. е. установлено, что данный вид является аллотетраплоидом гибрида двух видов — *T. camschatcense* и *T. apetalon*.

Следовательно, можно предположить, что описания *T. smallii* во многих случаях сделаны ошибочно, тем более что эти виды близки по многим морфологическим признакам. Таким образом, вопрос о произрастании *T. smallii* на территории Советского Союза пока следует считать нерешенным.

Наибольший интерес из перечисленных видов рода *Trillium*, произрастающих на территории советского Дальнего Востока, представляет *T. camschatcense* (2n=10) с геномом K_1K_1 — вид с широким ареалом. Ареалы остальных видов рода *Trillium* значительно у́же.

Во время наших экспедиционных поездок, а также с помощью сотрудников ДВНЦ АН СССР была собрана коллекция живых растений из нескольких популяций *T. camschatcense*: с п-ова Камчатка, островов Сахалин и Кунашир и из Хабаровского края (низовья Амура), которая выращивается в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР. В течение нескольких лет за этими популяциями, растущими в одинаковых экологических условиях экспериментального участка, вели наблюдения и проводили их кариосистематический анализ.

Выращивание в одинаковых экологических условиях должно выявлять генотипические различия организмов, популяций, видов или по крайней мере четко выявлять фенотипическую реакцию генотипов на данные условия выращивания.

В течение трех лет проводили морфометрические измерения растений этих популяций (табл. 1; рис. 2), главным образом анализировали параметры цветков: размеры наружных и внутренних листочков околоцветника (чашелистиков

[2] В нашей работе используются общепринятые обозначения пар гомологичных хромосом римскими цифрами в порядке уменьшения их длины: I, II, III и т. д. (Агапова, Гриф, 1982). Однако в работах японских и американских цитологов, изучающих хромосомы рода *Trillium*, принято буквенное обозначение (по: Haga, 1934): A, B, C, D, E, причем наша II пара хромосом — это C, а III — B.

ТАБЛИЦА 1

Параметры частей цветков четырех популяций *Trillium camschatcense* из разных географических точек

Место произрастания	Лепестки			Чашелистики			Отношение длины лепестков к длине чашелистиков	Длина тычинок, мм	Длина завязи, мм	Отношение длины тычинок к длине завязи
	длина L, мм	ширина W, мм	отношение длины к ширине L/W	длина L, мм	ширина W, мм	отношение длины к ширине L/W				
Полуостров Камчатка	31.4±0.7	24.0±0.4	1.31	28.1±0.6	11.0±0.3	2.56	1.12	13.0±0.3	12.4±0.4	1.06
Хабаровский край	34.6±0.7	23.4±0.5	1.48	29.4±0.6	10.9±0.3	2.68	1.18	12.9±0.4	12.7±0.6	1.02
О. Сахалин	32.8±0.8	17.7±0.6	1.86	28.1±0.9	8.9±0.3	3.15	1.17	11.7±0.4	10.6±0.7	1.10
О. Кунашир	39.0±0.9	21.3±0.8	1.83	30.8±1.0	10.1±0.3	3.04	1.27	14.5±0.5	12.7±0.6	1.14

ТАБЛИЦА 2

Параметры метафазных хромосом *Trillium camschatcense* из разных географических точек (средняя длина ± квадратическая ошибка ($\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$), мкм, относительная длина (L^r) и центромерный индекс (I^c), % 5 пар

Место произрастания	Пары хромосом															Суммарная длина гаплоидного набора
	I			II			III			IV			V			
	$X \pm S_{\bar{x}}$	L^r	I^c	$X \pm S_{\bar{x}}$	L^r	I^c	$X \pm S_{\bar{x}}$	L^r	I^c	$X \pm S_{\bar{x}}$	L^r	I^c	$X \pm S_{\bar{x}}$	L^r	I^c	
Полуостров Камчатка	32.0±0.6	29.5	48.1	20.5±0.4	19.0	20.5	21.1±0.5	19.5	44.5	19.5±0.4	18.1	8.2	15.1±0.4	13.9	42.4	108.2
Хабаровский край	28.8±0.5	30.0	47.2	18.1±0.3	18.7	23.2	17.8±0.4	18.5	43.8	18.0±0.4	18.8	8.3	13.4±0.2	14.0	42.5	96.1
О. Сахалин	29.4±0.4	30.2	47.6	18.6±0.3	19.2	22.6	17.9±0.4	18.4	44.1	17.8±0.3	18.3	8.4	13.5±0.2	13.9	42.2	97.2
О. Кунашир	30.1±0.5	30.2	46.2	20.1±0.4	20.1	21.9	18.0±0.4	18.1	44.4	17.8±0.3	17.8	7.3	13.6±0.2	13.7	43.3	99.[illegible]

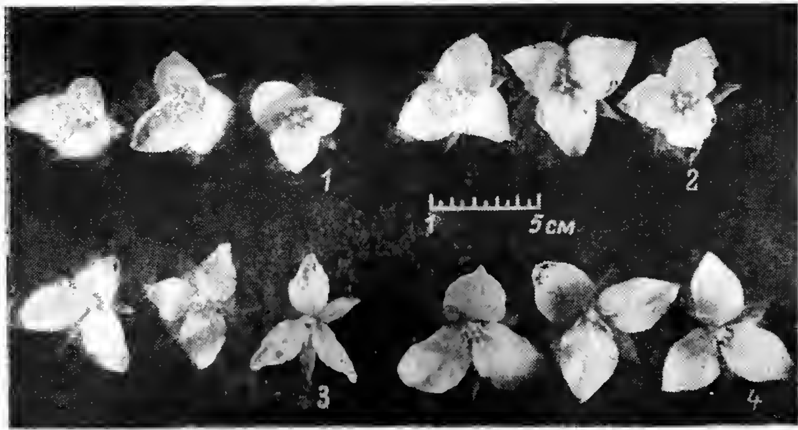


Рис. 2. Цветки четырех популяций *Trillium camschatcense*.
1 — п-ов Камчатка, *2* — Хабаровский край, *3* — о. Сахалин, *4* — о. Кунашир.

и лепестков), тычинок, завязи. Длину лепестков и чашелистиков определяли вдоль их оси от основания до верхушки, ширину — в самой широкой части; длину тычинок — включая длину тычиночной нити, а завязи — от основания до верхушек рылец. Измерения проводили на 20—25 растениях каждой популяции. Результаты измерений представлены в табл. 1 (рис. 2).

Из данных, приведенных в табл. 1, видно, что различия разной степени имеются между всеми исследованными популяциями. Однако более четкие и достоверные различия наблюдаются между двумя группами популяций: камчатско-хабаровской и сахалинско-кунаширской. У первой группы популяций отношение длин лепестков и чашелистиков к их ширине значительно меньше, т. е. их форма более округлая. Кроме того, у первой группы популяций наблюдалось черепитчатое (налегающее) расположение лепестков в полностью раскрытых цветках, тогда как у популяций с островов Сахалин и Кунашир расположение лепестков свободное (рис. 2). По другим параметрам четкие различия не наблюдались.

Если рассматривать различия между популяциями или их группами отвлеченно, то кажется, что они незначительны. Однако если сравнивать их с различиями по этим же показателям между дальневосточными видами рода *Trillium* с разной степенью плоидности: *T. camschatcense* — 2n=10, *T. tschonoskii* — 2n=20 и *T. smallii* — 2n=30, то окажется, что они того же порядка. Так, например, по данным J. Samejima и K. Samejima (1962), отношение длины лепестков к их ширине у этих видов 1.8, 2.1 и 1.2, а у чашелистиков — 2.8, 2.6 и 1.9 соответственно, тогда как у анализируемых популяций *T. camschatcense* данное отношение у лепестков — 1.31, 1.48, 1.86 и 1.83, а у чашелистиков — 2.56, 2.68, 3.15 и 3.04. Следовательно, на основании формы лепестков и чашелистиков (или отношения их длины к ширине) можно уверенно говорить о четких таксономических различиях популяций или групп популяций *T. camschatcense*.

Было проведено также определение параметров метафазных хромосом четырех популяций *T. camschatcense*. Корни растений предобрабатывали 4 ч в 0.5 %-ном растворе колхицина, затем фиксировали по Карнуа 6 : 3 : 1 и окрашивали по Фёльгену. Препараты меристемы кончиков корней приготавливали методом раздавливания и заключали в бальзам после проводки через бутиловые спирты и ксилолы. Все измерения хромосом производили на микрофотографиях метафазных пластинок (не менее 20 для каждой популяции). Определяли размеры длинного и короткого плеч всех пяти пар хромосом, их центромерный индекс и относительную длину (табл. 2). Из данных, приведенных в таблице, очевидно, что все параметры метафазных хромосом этих популяций практически одинаковы. Этого следовало ожидать, так как морфология и размеры хромосом всех азиатских видов рода *Trillium* близки между собой (Haga, 1934,

и др.). Мало того, хромосомы азиатских и американских видов рода *Trillium* сходны в значительной степени (Dyer, 1964; Fukuda, 1973, и др.).

Карпосистематика этого рода строится поэтому на изучении числа и топографии гетерохроматиновых сегментов (*h*-сегментов) метафазных хромосом, которые выявляются в результате воздействия низкой температуры (0 °С), либо с помощью различных методов дифференциальной окраски. Число, расположение и размеры этих сегментов в хромосомах разных видов рода *Trillium* достаточно стабильны, и это позволяет идентифицировать их геномный состав. Для азиатских видов рода *Trillium* описаны 5 геномов, составляющих хромосомные наборы всех видов и межвидовых гибридов: K_1, K_2, T, S и U. Геномный состав установлен почти для всех видов: *T. camschatcense* — 2n=2x=10 — K_1K_1, *T. apetalon* — 2n=4x=20 — SSUU, *T. tschonoskii* — 2n=4x=20 — K_2K_2TT, *T. smallii* — 2n=6x=30 — K_1K_1SSUU и др. (Kurabayashi, 1958; Uchino, 1980, и др.).

Однако хромосомы всех видов рода *Trillium* и всех геномов в пределах одного вида проявляют полиморфизм по числу и размеру конкретных сегментов. Степень полиморфизма различна как у разных видов, так и у популяций одного вида. В литературе имеются описания типов хромосом с разным «рисунком» *h*-сегментов для всех 5 хромосом каждого из этих геномов (Haga, 1956; Kurabayashi, 1957; Watanabe, Kayano, 1971; Haga, Watanabe, Uchino, 1974, и др.). Степень полиморфизма по этому признаку можно проиллюстрировать примером: по данным I. Fukuda и Y. Kozuka (1958) и Fukuda (1973), в 61 популяции *T. camschatcense* встречаются 78 типов первой хромосомы, 18 типов второй, 22 — третьей, 32 — четвертой и 20 — пятой, а для 14 популяций американского вида *T. ovatum* L. для первой хромосомы описаны 18 типов, для второй — 132, третьей — 58, четвертой — 43 и пятой — 46. Судя по этим работам, практически все экземпляры проанализированных растений некоторых популяций состоят из наборов хромосом, полиморфных хотя бы по одной из пар гомологичных хромосом, а часто и по всем пяти парам. Конечно, эти различия внутри одного генома не столь значительны, как различия по этому же признаку между гомеологичными хромосомами разных геномов, и все же с выделением такого большого числа типов хромосом трудно согласиться.

Хорошо известно, что степень выявления *h*-сегментов любым методом зависит от многих причин: от степени спирализации хромосом в разных фазах митоза и в разных тканях, от температуры и продолжительности воздействия (Haga, Kurabayashi, 1953, и др.). Гетероморфизм *h*-сегментов гомологичных хромосом одного растения можно объяснить как гетерогенностью, так и различием в выраженности этих сегментов (Chinnappa, Morton, 1978), поэтому ряд авторов считают, что для характеристики видов можно использовать только часть *h*-сегментов, а остальные — только для изучения внутривидовой изменчивости (Bailey, 1954; Kurabayashi, 1957).

Исходя из вышесказанного, в данной работе для характеристики *h*-сегментов четырех популяций *T. camschatcense* был применен метод усреднения данных: для каждой из 5 пар хромосом учитывали только те сегменты, которые выявляются не менее чем у 75 % гомологичных хромосом, а размеры конкретных сегментов определяли их средней величиной.

Для выявления *h*-сегментов использовали метод дифференциальной окраски по Гимза, с помощью которого у растений красится конститутивный гетерохроматин (Vosa, 1973; Greiehuber, 1979, и др.). При использовании этого метода в роде *Trillium* выявляются в основном те же сегменты, что и при воздействии холодом (Schweizer, 1973; Vosa, 1973; Chinnappa, Morton, 1978; Свешникова, Гриф, 1981).

Результаты изучения гетерохроматиновых сегментов методом дифференциальной окраски по Гимза в метафазных хромосомах четырех популяций *T. camschatcense* представлены на рис. 3.

Анализ числа, расположения и размеров *h*-сегментов в метафазных хромосомах этих популяций показывает, что все 4 популяции достаточно четко различаются между собой по рисунку сегментов всех 5 пар хромосом. Наиболее четкие различия, как и по морфологии цветка, наблюдаются между популяциями камчатско-хабаровской и сахалинско-кунаширской. Особенно велики различия

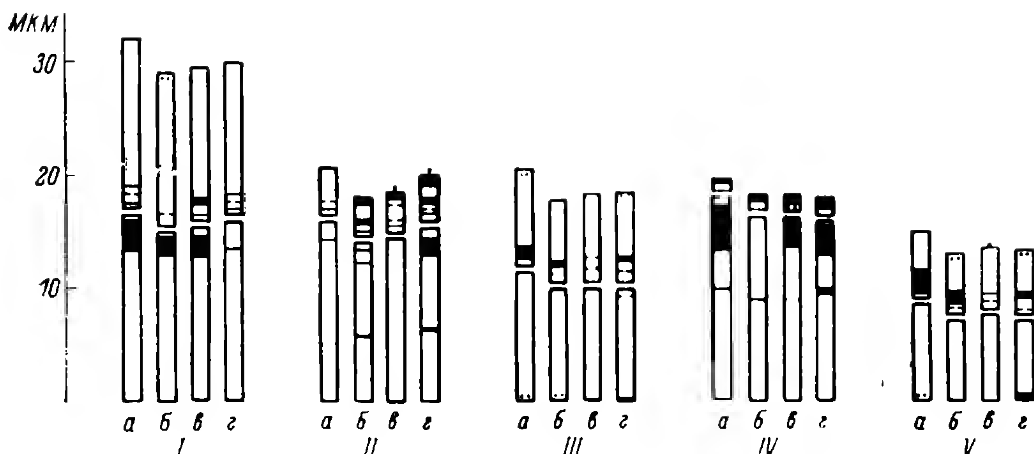


Рис. 3. Типичное распределение гетерохроматиновых сегментов в метафазных хромосомах (*I—V*) четырех популяций (*а—г*) *Trillium camschatcense* (окраска по Гимза).

а — п-ов Камчатка, *б* — Хабаровский край, *в* — о. Сахалин, *г* — о. Кунашир.

по IV и V парам хромосом. Кроме того, общее количество гетерохроматина у первых двух популяций больше, чем у сахалинской и кунаширской.

Все это дает основание считать, что сахалинско-кунаширские популяции *T. camschatcense* заслуживают выделения в самостоятельный новый вид, название и описание которого будут даны в особой статье.

Для окончательного вывода о таксономических рангах остальных популяций необходимо дальнейшее изучение более широкого круга популяций этого вида.

Таким образом, на территории советского Дальнего Востока род *Trillium* представлен следующими видами: *T. camschatcense* (2n=10), *Trillium* sp. nov. (2n=10), *T. apetalon* (2n=20), *T. tschonoskii* (2n=20), *T. rhombifolium* (2n=30) и, возможно, *T. smallii* (2n=30), а также одним межвидовым гибридом *T.×hagae* (2n=30).

Авторы выражают благодарность за большую помощь Н. В. Лебедевой.

ЛИТЕРАТУРА

Агапова Н. Д., Гриф В. Г. О хромосомной терминологии. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 9, с. 1280—1284. — *Ворошилов В. Н.* Флора советского Дальнего Востока. — М.: Наука, 1966, с. 126—127. — *Гриф В. Г., Кетриц Л. М., Черепанов С. К.* Кариосистематическое изучение *Trillium rhombifolium* Kom. (*Liliaceae*) из Южного Приморья. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 11, с. 1639—1647. — *Свешникова Л. И., Гриф В. Г.* Использование методов выявления гетерохроматиновых сегментов хромосом в сравнительной кариологии растений. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 4, с. 494—501. — *Bailey P. C.* Differential reactivity in chromosomes as an indicator of species in *Trillium*. — Bot. Gaz., 1954, vol. 115, N 3, p. 241—248. — *Chinnappa C. C., Morton I. K.* Heterochromatic banding patterns in two species of *Trillium*. — Can. J. Gen. Cytol., 1978, vol. 20, N 4, p. 475—481. — *Dyer A. F.* Heterochromatin in American and Japanese species of *Trillium*. II. The behaviour of H-segments. — Cytologia, 1964, vol. 29, N 2, p. 171—190. — *Freeman J. D.* Revision of *Trillium* subgenus *Phyllantherum* (*Liliaceae*). — Brittonia, 1975, vol. 27, N 1, p. 1—62. — *Fukuda I.* Evolutionary genetics on *Trillium* in Asia and North America. — Sci. Rep. Tokyo Woman's Christ. Col., 1969, N 26, p. 67—82. — *Fukuda I.* Comparative study of chromosome variation in the Japanese and American *Trillium* species. — Sci. Rep. Tokyo Woman's Christ. Col., 1973, N 29—31, p. 361—367. — *Fukuda I., Kozuka Y.* Evolution and variation in *Trillium*. V. A list of chromosome composition in natural polulation of *Trillium kamtschaticum* Pall. — J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., 1958, ser. V, Bot., vol. 6, p. 273—319. — *Greilhuber J.* C-band distribution, DNA content and base composition in *Adoxa moschatellina* (*Adoxaceae*), a plant with cold-sensitive chromosome segments. — Plant Syst., Evol., 1979, vol. 131, N 3—4, p. 243—259. — *Haga T.* The comparative morphology of the chromosome complement in tribe *Parideae*. — J. Fac. Sci. Hokkaido Imper. Univ., 1934, ser. V, vol. 3, N 1, p. 1—32. — *Haga T.* Genom and polyploidy in the genus *Trillium*. VI. Hybridisation and speciation by chromosome doubling in nature. — Heredity, 1956, vol. 10, N 1, p. 85—98. — *Haga T. Trillium* in Hokkaido. Cytogenetics of evolution and population of Japanese trilliums. A review. — Kromosomo, 1974, N 96—97, p. 2974—2994. — *Haga T., Kurabayashi M.* Genom and polyploidy in the genus *Trillium*. IV. Genom analysis by means of differential reaction of chromosome segments to low temperature. —

Cytologia, 1953, vol. 18, N 1, p. 13—28. — *Haga T.*, *Watanabe H.*, *Kanazawa H.* Hybridization in natural populations of Japanese *Trillium.* — Jap. J. Gen., 1974, vol. 49, N 6, p. 400—412. — *Haga T.*, *Watanabe H.*, *Uchino A.* Chromosomal polymorphism in the SU genome complex of polyploid trilliums. — Jap. J. Gen., 1974, vol. 49, N 6, p. 413—424. — *Hara H.* The flora of Eastern Himalaya. Univ. Tokyo Press. Japan., 1966. 744 p. — *Kurabayashi M.* Evolution and variation in *Trillium.* IV. Chromosomal variation in natural populations of *Trillium kamtschaticum* Pall. — Jap. J. Bot., 1957, vol. 16, N 1, p. 1—45. — *Kurabayashi M.* Evolution and variation in Japanese species of *Trillium.* — Evolution, 1958, vol. 12, N 3, p. 286—310. — *Kurosawa S.* Cytological studies on some Eastern Himalayan plants and their related species. In: Flora of Eastern Himalayan. Bul. 2, 1971, p. 355—364. — *Mehra P. N.*, *Sachdeva S. K.* Cytological observations on some W. Himalayan monocots. II. *Smilacaceae*, *Liliaceae* and *Trilliaceae.* — Cytologia, 1976, vol. 41, N 1, p. 5—22. — *Samejima J.*, *Samejima K.* Studies on the Eastern Asiatic *Trillium* (*Liliaceae*). — Acta Horti Gotoburg., 1962, vol. 25, p. 157—259. — *Schweizer D.* Differential staining of plant chromosomes with Giemsa. — Chromosoma, 1973, Bd 40, N 3, S. 307—320. — *Uchino A.* A spontaneous haploid plant of *Trillium smallii.* — Jap. J. Gen., 1973, vol. 48, N 1, p. 65—67. — *Uchino A.* Chromosomal polymorphism in the hexaploid species *Trillium smallii* Maximowicz. — Jap. J. Gen., 1980, vol. 55, N 2, p. 102—120. — *Vosa C.* Heterochromatin and chromosome structure. — Nobel Symp., Stockholm, 1973, vol. 23, p. 152—155. — *Watanabe H.*, *Kayano H.* Karyotype analysis of natural populations of *Trillium tschonoskii.* — Jap. J. Gen., 1971, vol. 46, N 4, p. 231—234.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 12 II 1985.

УДК 665.347.4

Бот. журн., т. 70, № 9

Т. И. Цукерваник

СИСТЕМА РОДА *LAGOCHILUS* (*LAMIACEAE*)

T. I. ZUCKERWANIK. SYSTEM OF THE GENUS *LAGOCHILUS* (*LAMIACEAE*)

В результате критического пересмотра рода *Lagochilus* установлено, что он состоит из 44 видов, распределенных между 3 секциями и 6 подсекциями.

Первые монографы рода *Lagochilus* Bunge — Ф. Б. Фишер и К. А. Мейер (Fischer, Meyer, 1841) — разделили известные им виды на две группы по признаку наличия или отсутствия на бесплодных побегах колючек — видоизмененных прицветников. Таксономический статус групп не был обозначен, и, хотя деления на группы придерживались все исследователи рода (Bentham, 1834, 1848; Boissier, 1879; Briquet, 1897), в ранг секций они были возведены лишь в 1954 г. (Кнорринг, 1954). В основу системы рода для 27 видов флоры СССР, разработанной О. Э. Кнорринг, также положено деление на 2 секции, каждая секция разбита на ряды, описания которых сделаны лишь по-русски. В полном объеме род таксономически до настоящего времени не изучали. На основании исследования всех доступных литературных источников, в том числе опубликованных в самое последнее время отечественных и зарубежных флористических сводок, содержащих сведения о роде, а также в результате просмотра всех гербарных материалов по роду, имеющихся в Гербариях СССР, мною разработана новая система рода, включающая 44 вида мировой флоры. Эта система также основана на делении рода на секции, но в ней не 2, а 3 секции, причем при описании третьей секции использован дополнительный признак — жизненная форма; кроме того, выделены 6 подсекций.

Род *Lagochilus* Bunge, VIII 1834, in Benth. Lab. Gen. Sp. : 640. — Gen. *Yermoloffia* Bélang. X 1834, Voy. Ind.-Orient. : tab. sine numero, sine descr. — Gen. *Chlainanthus* Briq. 1897, in Engler und Prantl, Natürl. Pflanzenfam. 4, 3a : 257. — Gen. *Lagochilopsis* Knorr. 1966, Новости сист. высш. раст. 3 : 197.

Лектотип: *L. diacanthophyllus* (Pall.) Benth.

Секция I. *Lagochilus.* — Кнорринг, 1966, Новости сист. высш. раст. 3 : 197. — I. *Spinosi* Fisch. et Mey. 1841, Enum. Pl. Nov. 1 : 28, stat. indefinit. — Sect. *Spinosi* (Fisch. et Mey.) Knorr. 1954, Фл. СССР, 21 : 170.

Полукустарнички. Колючие прицветники имеются и на бесплодных побегах. Орешки железистые или волосистые.

Тип: лектотип рода.

Подсекция 1. *Lagochilus*. — Ser. *Diacanthophylli* Knorr. 1954, Фл. СССР, 21 : 170. — Ser. *Inaequidentati* Knorr. 1954, l. c. : 175. — Ser. *Longidentati* Knorr. 1954, l. c. : 175. — Ser. *Pinnatifidi* Knorr. 1954, l. c. : 177. — Ser. *Quadridentati* Knorr. 1954, l. c. : 178. — Calyx campanulatus, tubulosus vel tubuloso-campanulatus. Dentes calycini oblongi, oblongo-oblanceolati, lanceolati, tubo sesqui-triplo longiores vel ei aequilongi.

Typus: lectotypus generis.

Чашечка колокольчатая, трубчатая или трубчато-колокольчатая. Зубцы чашечки продолговатые, продолговато-обратноланцетные, ланцетовидные, равны трубке или длиннее ее в 1.5—3 раза.

Тип: лектотип рода

1. *L. diacanthophyllus* (Pall.) Benth. 1834, Lab. Gen. Sp. : 641. — *Moluccella diacanthophylla* Pall. 1797, Nova Acta Acad. Petrop. 10 : 380, tab. 11. — *M. grandiflora* Steph. ex Willd. 1800, Sp. Pl. 3 : 130. — *Lagochilus obliquus* Wu et Hsuan, 1965, Acta Phytotax. Sin. 10, 3 : 218, tab. 42, fig. 8—9. — *L. chingii* Wu et Hsuan, 1965, l. c. : 219, tab. 42, fig. 10—11.

Тип: «Ex Sibiria australi, Sievers» (LE).

Распространение. Китай (Джунгария), Монголия, СССР: Казахстан, Киргизия.

a. **L. diacanthophyllus subsp. karataviensis Knorr. ex Zucker. subsp. nov.** — A subspecie typica lacinulis foliorum paucioribus, bracteis semper simplicibus, calycibus brevioribus (14—18 (20) mm longis) angustius dentatis (dentibus 2—3 mm latis) distinguitur.

Typus: «Kazachstania, montes Karatau, distr. Aulie-Ataënsis, montes Uljkun-Burul, 1 VIII 1922, N 489, M. Popov» (TAK).

От типичного подвида отличается меньшим числом долек листьев, постоянно простыми прицветниками и более короткой чашечкой (14—18 (20) мм дл.) с более узкими зубцами (2—3 мм шир.).

Тип: «Казахстан, горы Каратау, Аулие-Атинский у., горы Улькун-Бурул, 1 VIII 1922, № 489, М. Попов» (TAK).

Паратип: «Казахстан, юго-западный конец гор Улькун-Бурул западнее г. Джамбула, близ оз. Аккуль (Каменное), сухие холмы, 12 VII 1970, № 604, Р. Камелин» (LE).

Распространение. СССР: Южный Казахстан.

2. *L. leiacanthus* Fisch. et Mey. VI 1841, Mém. Acad. Sci. Pétersb. sér. 6, 6, 2 : 246, 211; idem, VII 1841, Enum. Pl. Nov. 1 : 29.

Тип: «Ad lacum Saisang-Nor, inter promontoria quae Barchotskoi et Balkanskoi-Mys dicuntur, VI 1838, Politov» (LE).

Распространение. Китай (Кашгария), СССР: Казахстан.

3. *L. knorringianus* Pavl. 1938, Бюлл. Моск. общ. исп. прир., отд. биол., 47, 1 : 83.

Тип: «Сырдарьинский окр., каменистая вершина Машатских гор против ст. Тюлькубас, 10 VII 1934, № 125, Н. В. Павлов» (MW).

Распространение. СССР: Казахстан, Киргизия, Узбекистан, Северный Таджикистан.

4. *L. drobovii* R. Kam. et Zucker. 1983, Новости сист. высш. раст. 20 : 166.

Тип: «Киргизия, Ошская область, Ала-Букинский район, недалеко от пос. Шекафтар, в окрестностях аэродрома, по пестроцветам, 29 VI 1960, А. Убукаева» (LE).

Распространение. СССР: Киргизия (Чаткальский хребет, южный склон).

5. *L. olgae* R. Kam. 1973, Бот. журн. 58, 5 : 631.

Тип: «Узбекистан, северный макросклон хр. Нуратау, ущелье Гурдара, в окрестностях кишлака Сарымсак, щебнистые склоны в миндальнике. 23 VI 1971, № 391, В. П. Бочанцев. Р. В. Камелин» (LE).

Распространение. СССР: Узбекистан (Нуратинские горы).

6. *L. nevskii* Knorr. 1937, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 4 : 326.

Т и п: «Гребень хр. Кугитанг против кишлака Ходжа-Филь-Ати, 18 VII 1931, № 885, С. А. Невский» (LE).

Р а с п р о с т р а н е н и е. СССР: Киргизия, Узбекистан, Таджикистан, Восточная Туркмения.

7. *L. grandiflorus* Wu et Hsuan, 1965, Acta Phytotax. Sin. 10, 3 : 217, tab. 42, fig. 6—7; Hsuan, 1977, Fl. Rep. Pop. Sin. 65, 2 : 534, tab. 103, fig. 6—9.

Т и п: «Teksen, 17 Jun. 1956, N 26 710» (PE).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Китай (Джунгария).

8. *L. occultiflorus* Rupr. 1869, Mém. Acad. Sci. Pétersb. sér. 7, 14, 4 : 67. — *L. tianschanicus* Pavl. 1938, Бюлл. Моск. общ. исп. прир., отд. биол., 47, 1 : 83.

Т и п: «Dschegolatpass. In regione sylvatica jugi Tian-Schan, 13 VII 1867, F. Osten-Sacken» (LE).

Р а с п р о с т р а н е н и е. СССР: Киргизия, Южный Казахстан, Узбекистан.

a. **L. occultiflorus subsp. linearilobus Zucker. subsp. nov.** — Dentes calycini tubo duplo longiores, angustissimi (1.5—2(2.5) mm lati).

T y p u s: «Tian-Schan Centralis, inter pagos Koschtjube et Kazarman, in angustiis Makmal, ad lapides in junipireto, 13 X 1976, N 68, U. Pratov, A. Machmedov» (TASH).

Зубцы чашечки почти вдвое длиннее трубки, узкие (1.5—2 (2.5) мм шир.).

Т и п: «Центральный Тянь-Шань, между селениями Коштюбе и Казарман, ущелье Макмал, на камнях в арчевнике, 13 X 1976, № 68, У. Пратов, А. Махмедов» (TASH).

Р а с п р о с т р а н е н и е. СССР: Киргизия.

b. **L. occultiflorus subsp. usunachmaticus (Knorr.) Zucker. comb. nov.** — L. usunachmaticus Knorr. 1941, Бот. мат. (Ленинград), 9, 2 : 59; Кнорринг, 1954, Фл. СССР, 21 : 177.

Т и п: «Тянь-Шань, хр. Узун-Ахмат, долина р. Джуван-Сугет, зона кустарниково-древесная, 10 VIII 1930, № 528, М. М. Ильин» (LE).

Р а с п р о с т р а н е н и е. СССР: Киргизия.

9. *L. aucheri* Boiss. 1844, Diagn. Pl. Or. Nov., ser. 1, 5 : 38. — *L. aucheri* var. *lasiocalyx* Stapf, 1885, Denkschr. Akad. Wiss. (Math.-Naturw.) Wien, 50 : 4. — *L. lasiocalyx* (Stapf) Wagner, 1902, Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 52 : 553, tab. 6. — *L. aucheri* var. *perhispidus* Bornm. 1907, Beih. Bot. Centralbl. 22 : 134. — *L. aucheri* var. *genuinus* Bornm. 1907, l. c. : 134.

Т и п: «Persia, Aucher, N 1779» (G).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Иран.

10. *L. hispidus* (Bélang.) Fisch. et Mey. 1841 Enum. Pl. Nov. 1 : 33. — *Yermoloffia hispida* Bélang. 1834, Voy. Ind.-Orient. : tab. sine numero, sine descr.

Т и п: «Persia, Bélanger» (G?).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Иран

11. *L. insignis* (Bélang.) Fisch. et Mey. 1841, Enum. Pl. Nov. 1: 33. — *Yermoloffia insignis* Bélang. 1834, Voy. Ind.-Orient.: tab. sine numero, sine descr.

Т и п: «Persia, Bélanger» (G?).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Иран.

12. *L. kotschyanus* Boiss. 1848, in DC. Prodr. 12 : 515.

Т и п: «Kotschy, N 459» (G, изотип — LE).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Иран.

13. *L. balchanicus* Czerniak. 1930, Feddes Repert. 27 : 278; Черняковская, 1930, Изв. Главн. бот. сада СССР, 29, 1—2 : 151.

Т и п: «Закасп. обл., Красновод. уезд, на вершинах гор. Бол. Балханы, близ ж. д. ст. Джебель, 16 V 1912, № 4054, Н. В. Андросов, Л. М. Бубырь» (LE).

Р а с п р о с т р а н е н и е. СССР: Туркмения (хр. Большой Балхан).

14. *L. cabulicus* Benth. 1848, in DC. Prodr. 12 : 515. — *L. cabulicus* var. *turcomanicus* Bornm. et Sint. ex. Knorr. 1954, Фл. СССР, 21 : 175, nom. nud.

Т и п: «In reg. Cabulico, N 490, W. Griffith» (K).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Пакистан, Афганистан, Иран, СССР: Туркмения (Копетдаг), Азербайджан (Нахичеванская АССР).

15. *L. lanatonodus* Wu et Hsuan, 1965, Acta Phytotax. Sin. 10, 3 : 216, tab. 42, fig. 1—5.

Тип: «Sinkiang: Urumchi-Janchi, 2300 m s. m., 22 Jul. 1958, A. R. Li et C. N. Chu, N 6215» (PE, изотип — LE).

Распространение. Китай (Джунгария).

16. *L. alutaceus* Bunge, 1873, Mém. Acad. Sci. Pétersb., sér. 7, 21, 1 : 74.

Тип: «In provinciae Chorassan occidentalioribus ad limites deserti magni inter Meiomei et Miandescht, VI 1858, A. Bunge» (LE).

Распространение. Иран.

17. *L. macracanthus* Fisch. et Mey. 1841, Enum. Pl. Nov. 1 : 30.

Тип: «Persia, prope Teheran, Jenisch» (LE).

Распространение. Иран.

18. *L. longidentatus* Knorr. 1938, Бот. журн. 23, 3 : 217, табл. 1.

Тип: «Горы Каратау, щебнистый склон Кольденен-сая у вершины, 8 VIII 1934, № 18, М. М. и Е. М. Ильины» (LE).

Распространение. СССР: Южный Казахстан (хр. Каратау).

19. *L. turkestanicus* Knorr. 1961, Бот. мат. (Ленинград), 21 : 314.

Тип: «Сев. предгорья Туркестанского хребта, близ хр. Андыген, высокие адыры к западу от кишлака Рават, 21 VII 1941, М. Пряхин» (LE).

Распространение. СССР: Киргизия, Узбекистан, Северный Таджикистан.

20. *L. seravschanicus* Knorr. 1937, Бот. мат. (Ленинград), 7, 9 : 193.

Тип: «Prope pagum Saratag 4 VIII 1892, V. L. Komarov» (LE).

Распространение. СССР: Южный Казахстан, Узбекистан, Таджикистан.

a. **L. seravschanicus subsp. schugnanicus (Knorr.) Zucker. comb. nov.** — *L. schugnanicus* Knorr. 1937, Бот. мат. (Ленинград), 7, 9 : 195.

Тип: «Долина р. Пяндж, кишлак Ямчин, 28—29 VII 1913, № 118, Н. Туturин» (LE).

Распространение. СССР: Южный Таджикистан.

b. **L. seravschanicus subsp. nuristanicus (Rech. fil. et Edelberg) Zucker. comb. nov.** — *L. nuristanicus* Rech. fil. et Edelberg, 1955, Symb. Afghan. 1 : 58, fig. 35.

Тип: «Afghanistan, Minjan, Iskan, 2700 m, 15 VII 1948, N 2199, Edelberg» (W, C).

Распространение. Пакистан, Афганистан (Нуристан).

21. *L. paulsenii* Briq. 1907, Bot. Tidsskr. 28, 2 : 243, fig. 7, sinist. — *L. diacanthophyllus* (Pall.) Benth. var. *paulsenii* (Briq.) Knorr. 1913, в О. и Б. Федч., Переч. раст. Турк. 5 : 169. — *L. cabulicus* Benth. var. *quadrilobus* Drob. 1917, Тр. Бот. муз. Акад. наук, 16 : 144.

Тип: «In montibus Alaj, ob Sufi-Kurgan, ca. 2100 m, 18 VI 1898, N 416, O. Paulsen» (C, изотип — LE).

Распространение. СССР: Киргизия, Таджикистан.

Подсекция 2. **Triangulolobi Zucker. subsect. nov.** — Ser. *Macrodonti* Knorr. 1954, Фл. СССР, 21 : 179. — Calyx campanulatus, tubuloso-campanulatus vel angustissime tubulosus (cylindraceus). Dentes calycini late ovati, ovales vel late triangulares, tubo breviores vel ei aequilongi.

Typus: *L. platyacanthus* Rupr.

Чашечка колокольчатая, трубчато-колокольчатая или очень узкотрубчатая (цилиндрическая). Зубцы чашечки широкояйцевидные, овальные или широкотреугольные, равны трубке или короче ее.

Тип: *L. platyacanthus* Rupr.

22. *L. platyacanthus* Rupr. 1869, Mém. Acad. Sci. Pétersb., sér. 7, 14, 4 : 68. — *L. affinis* Rupr. 1869, l. c. : 68. — *L. diacanthophyllus* (Pall.) Benth. δ. *affinis* (Rupr.) Regel, 1880, Тр. Петерб. бот. сада, 6, 2 : 370. — *L. macrodonthus* Knorr. 1950, Бот. мат. (Ленинград), 13 : 236, табл. 2, рис. 2. — *L. keminsis* Isak. 1962, Фл. КиргССР, 10 : 377; Исаков, 1960, l. c., 9 : 208 (descr. ross.). — *L. iliensis* Wu et Hsuan, 1965, Acta Phytotax. Sin. 10, 3 : 219, tab. 41, fig. 14—16.

Тип: «Am Eingange in die Dschamandabanschlucht, 20 VII 1867, F. Osten-Sacken» (LE).

Распространение. Китай (Кашгария), СССР: Казахстан, Киргизия, Южный Таджикистан.

a. **L. platyacanthus var microcalyx Zucker var. nov.** — Calyx latissime campanulatus, parvus (ad 12 mm longus), dentibus brevibus (3 mm longis) et latis (3.5 mm latis). Bracteae parvae (ad 9 mm longae).

Typus: «Kirghizia, 4 km supra pagum Aral ad ripam sinistram fl. Dzhumgol, in gypsaceis, 11 VII 1974, N 1298, T. Zuckerwanik» (TASH).

Чашечка очень ширококолокольчатая, маленькая (до 12 мм дл.), с короткими (3 мм дл.) и широкими (3.5 мм шир.) зубцами. Прицветники мелкие (до 9 мм дл.).

Тип: «Киргизия, в 4 км выше с. Арал по левому берегу р. Джумгол, пестроцветы, 11 VII 1974, № 1298, Т. Цукерваник» (TASH).

Распространение. СССР: Киргизия (бассейн р. Джумгол, хр. Алайский, Алайская долина).

23. *L. kaschgaricus* Rupr. 1869, Mém. Acad. Sci. Pétersb. sér. 7, 14, 4 : 67.

Тип: «Toyn-thal, 30 VII 1867, F. Osten-Sacken» (LE).

Распространение. Китай (Кашгария), СССР: Казахстан, Киргизия.

24. *L. pulcher* Knorr. 1946, Бот. мат. (Ленинград), 11 : 199.

Тип: «КазССР, Заилийский Алатау, ущелье р. Чарын-Куртогой, у подошвы гор Турайгыр, каменистые склоны, 19 VI 1937, М. Попов и др.» (LE).

Распространение. СССР: Казахстан.

25. *L. taukumensis* Zucker. 1985, Бот. журн., 70, 6 : 836.

Тип: «Казахская ССР, пески Таукумы близ пос. Кольшенгиль, бугристо-грядовые, полузакрепленные пески, 10 VI 1980, № 1412, В. П. Бочанцев, Н. П. Литвинова» (LE).

Распространение. СССР: Казахстан (пески Таукумы).

Подсекция 3. **Chlainanthus (Briq.) Zucker. comb. nov.** — Gen. *Chlainanthus* Briq. 1897, in Engler und Prantl., Natürl. Pflanzenfam. 4, 3a : 257. — Ser. *Platycalyces* Knorr. 1954, Фл. СССР, 21 : 179.

Чашечка воронковидная. Зубцы чашечки очень широкотреугольные, сливающиеся в почти колесовидный отгиб, короче трубки.

Тип: *L. platycalyx* Schrenk.

26. *L. platycalyx* Schrenk, 1844, Suppl. Index Sem. Hort. Bot. Petropol. 9 : 13. — *Chlainanthus platycalyx* (Schrenk) Briq. 1897, in Engler und Prantl, Natürl. Pflanzenfam. 4, 3a : 257. — *Lagochilus limbatus* M. Pop. ex Lapin, 1938, Опред. раст. Ташк. оаз. 1 : 253, рис. 263 (descr. ross.).

Тип: «In monte Chantau, 1843, A. Schrenk» (LE).

Распространение. СССР: Казахстан, Киргизия, Узбекистан, Северный Таджикистан.

Подсекция 4. **Hindukushenses Zucker. subsect. nov.** — Calyx infundibuliformis. Dentes calycini angustissime triangulares, tubo longiore vel ei subaequilongi.

Typus: *L. hindukushi* R. Kam. et Gubanov.

Чашечка воронковидная. Зубцы чашечки очень узкотреугольные, длиннее трубки или почти равны ей.

Тип: *L. hindukushi* R. Kam. et Gubanov.

27. *L. hindukushi* R. Kam. et Gubanov, 1983, Бюлл. Моск. общ. исп. прир., отд. биол. 88, 6 : 83.

Тип: «Афганистан, провинция Баглан, северный склон Гиндукуша, в долине р. Саланг выше пос. Хинджан, на каменисто-щебнистом склоне, 1300 м над ур. м., 14 VII 1974, № 573, И. Губанов, В. Павлов, М. Юнус» (MW, изотип LE).

Распространение. Афганистан (хр. Гиндукуш).

Секция II. **Australes R. Kam. et Zucker. sect. nov.** — Suffrutices. Bracteae spinescentes in caulibus sterilibus quogue adsunt.

Typus: *L. cuneatus* Benth.

Полукустарники. Колючие прицветники имеются и на бесплодных побегах.

Тип: *L. cuneatus* Benth.

28. *L. cuneatus* Benth. 1848, in DC. Prodr., 12 : 515.

Т и п: «In jugo Khyber regni Cabulici, Griffith» (K, изотип — LE).
Р а с п р о с т р а н е н и е. Пакистан, Афганистан.

С е к ц и я III. *Inermes* (Fisch. et Mey.) Knorr. 1954, Фл. СССР, 21 : 164. — II. *Inermes* Fisch. et Mey. 1841, Enum. Pl. Nov. 1 : 30, stat. indefinit. — Gen. *Lagochilopsis* Knorr. 1966, Новости сист. высш. раст. 3 : 197.

Полукустарнички. Колючие прицветники на бесплодных побегах отсутствуют. Орешки обычно голые.

Л е к т о т и п: *L. acutilobus* Fisch. et Mey.

П о д с е к ц и я 1. *Inermes*. — Ser. *Brevidentati* Knorr. 1954, Фл. СССР, 21 : 164. — Ser. *Inebrianthes* Knorr. 1954, l. c. : 165. — Ser. *Kschtutenses* Knorr. 1954, l. c. : 166, p. p. excl. *L. ilicifolio* Bunge. — Calyx campanulatus vel tubuloso-campanulatus. Dentes calycini triangulares, triangulari-ovati vel angustelanceolati, tubo valde breviores.

T y p u s: lectotypus sectionis.

Чашечка колокольчатая или трубчато-колокольчатая. Зубцы чашечки треугольные, треугольно-яйцевидные или узколанцетовидные, значительно короче трубки.

Т и п: лектотип секции.

29. *L. acutilobus* (Ledeb.) Fisch. et Mey. 1841, Enum. Pl. Nov. 1 : 31. — *Moluccella acutiloba* Ledeb. 1833, in Eichw., Pl. Nov. Casp.-Cauc. 2 : 39, tab. 35. — *Lagochilopsis acutiloba* (Ledeb.) Knorr. 1966, Новости сист. высш. раст., 3 : 200.
Т и п: «Ad mare Caspium pr. Tjupkaragan, VII 1825, N 475, Eichwald» (LE).
Р а с п р о с т р а н е н и е. СССР: Западный Казахстан, Северный Узбекистан.

30. *L. setulosus* Vved. 1954, Фл. СССР, 21 : 650, 165.
Т и п: «За старым Ташкентом, 20 VI 1919, Бетгер» (TAK).
Р а с п р о с т р а н е н и е. СССР: Казахстан, Узбекистан.

31. *L. hirsutissimus* Vved. 1961, Фл. Узбек. 5 : 636, 370.
Т и п: «Южная оконечность кишлака Машат, по холмам, 1 VII 1949, № 607, С. Х. Чевринниди» (TASH).
Р а с п р о с т р а н е н и е. СССР: Киргизия, Узбекистан, Северный Таджикистан.

32. *L. hirtus* Fisch. et Mey. 1841, Enum. Pl. Nov. 1 : 32. — *L. hirsutus* Bunge ex Kar. et Kir. 1841, Bull. Soc. Nat. Moscou, 14 : 726, nomen (lapsu?). — *L. bungei* Benth. β. *dentatus* Regel, 1880, Тр. Петерб. бот. сада, 6, 2 : 369. — *L. hirtus* var. *dschungaricus* Golosk. 1963, Список раст. Герб. фл. СССР, 15 : 45. — *L. brachyacanthus* Wu et Hsuan, 1965, Acta Phytotax. Sin. 10, 3 : 216, tab. 41, fig. 7—13. — *Lagochilopsis hirta* (Fisch. et Mey.) Knorr. 1966, Новости сист. высш. раст. 3 : 200.
Т и п: «Irtysch, Politow» (LE).
Р а с п р о с т р а н е н и е. Китай (Джунгария, Кашгария), СССР: Казахстан.

33. *L. inebrians* Bunge, 1852, Beitr. Kenntn. Fl. Russl. : 262.
С и н т и п: «Zwischen Buchara und Samarkand und häufig auf den dürren Lehmhügeln und in der Steppe um Samarkand, 31 August, September, 4 October 1841, N 1063, A. Lehmann» (LE).
Р а с п р о с т р а н е н и е. СССР: Узбекистан, Северный Таджикистан, Восточная Туркмения.

34. *L. gypsaceus* Vved. 1961, Фл. Узбек. 5 : 636, 372. — *L. intermedius* Vved. 1961, l. c. : 637, 372, табл. 31, рис. 3.
Т и п: «Пестроцветные низкогорья к ю.-в. от г. Гузар, гора Кош-Мулла, 25 V 1935, № К-9, В. Словинский» (TAK, изотип — LE).
Р а с п р о с т р а н е н и е. СССР: Узбекистан, Южный Таджикистан, Восточная Туркмения.

a. **L. gypsaceus var. linearilobus Vved. ex Zucker. var. nov.** — A varietate typica calycibus ad 15 mm longis dentibus angustis (ad 3 mm latis et ad 6 mm longis) distinguitur.
T y p u s: «Babatag, in viciniis scaturiginis Garmala, IX 1937, Lepeschkin» (Museum Naturae opp. Taschkent).

От типичной разновидности отличается чашечкой до 15 мм дл. с узкими зубцами (до 3 мм шир. и до 6 мм дл.).

Т и п: «Бабатаг, окрестности родника Гармала, IX 1937, Лепешкин» (Музей природы г. Ташкента).

Р а с п р о с т р а н е н и е. СССР: Узбекистан (хр. Бабатаг).

35. *L. kschtutensis* Knorr. 1940, Тр. Тадж. базы АН СССР, 8 : 625.

Т и п: «Зеравшанский хребет, ю.-в. крутой склон у левого берега Кштута по дороге к кишлаку Кштут, полынно-ковыльная степь, 13 VI 1932, № 531, П. Н. Овчинников, А. Слободов» (LE).

Р а с п р о с т р а н е н и е. СССР: Таджикистан (хребты Зеравшанский, Туркестанокий).

a. **L. kschtutensis subsp. pubescens R. Kam. et Zucker. subsp. nov.** — A subspecie typica tubo calycini superne dense articulato-piloso et bracteis solitarie articulato-pilosis distinguitur.

T y p u s: «Tadzhikistania Borealis, declive australe jugi Turkestanici, 2 km ad septentrionem et boreali-occidentem a pago Chodzha-Pjandzh, 1450 m s. m., ad saxa arenosa rubra, 3 VII 1961, N 128, A. G. Czukavina» (LE).

От типичного подвида отличается наличием густого опушения из членистых волосков на верхней части трубки чашечки и единичных членистых волосков на прицветниках.

Т и п: «Северный Таджикистан, южный склон Туркестанского хребта, в 2 км на с.-с.-з. от кишлака Ходжа-Пяндж, $h=1450$, по красным песчаникам, 3 VII 1961, № 128, А. Г. Чукавина» (LE).

Р а с п р о с т р а н е н и е. СССР: Северный Таджикистан.

36. *L. botschantzevii* R. Kam. et Zucker. 1983, Новости сист. высш. раст. 20 : 165.

Т и п: «Южный Узбекистан, горы Бабатаг, дорога в урочище Чагам, сай Арганчи, красные глины, 24 V 1977, № 366, В. П. Бочанцев» (LE).

Р а с п р о с т р а н е н и е. СССР: Южный Узбекистан, Таджикистан (хр. Бабатаг).

37. *L. pubescens* Vved. 1954, Фл. СССР, 21 : 651, 167. — *L. chodzha-bakirganicus* B. Kom. 1967, Опред. раст. Сев. Тадж. : 385 (descr. ross.). — *L. pubescens* var. *belesmasaricus* Ikram. 1976, Род лагохилус в Ср. Азии : 28 (descr. ross.) — *L. ferganensis* Ikram. 1976, l. c. : 39.

Т и п: «Тютек-сай, правый берег долины в $1/2$ км на ю.-в. от кишлака, на глинисто-щебенчатой почве, 21 VI 1936, Глыбин» (TAK).

Р а с п р о с т р а н е н и е. СССР: Киргизия, Узбекистан, Северный Таджикистан.

38. *L. subhispidus* Knorr. 1933, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 1 : 169, рис. 1. — *Lagochilopsis subhispida* (Knorr.) Knorr. 1966, Новости сист. высш. раст. 3 : 200.

Т и п: «Сыр-Дарьинская обл., Перовский уезд, щебневатые предгорья по дороге к Ак-Джару, 14 VI 1910, № 210, О. Э. Кнорринг, З. А. Минквиц» (LE).

Р а с п р о с т р а н е н и е. СССР: Южный Казахстан, Узбекистан.

39. *L. vvedenskyi* R. Kam. et Zucker. 1983, Новости сист. высш. раст. 20 : 167.

Т и п: «Узбекистан, Кызылкум, останцовые горы Кульджуктау, по дороге от колодца Аякгужумды к колодцу Султанбиби, на каменистых и щебнистых склонах, 27 V 1957, № 330, Т. Адылов» (TAK).

Р а с п р о с т р а н е н и е. СССР: Узбекистан (Кызылкум).

40. *L. bungei* Benth. 1834, Lab. Gen. Sp. : 641. — *L. altaicus* Wu et Hsuan, 1965, Acta Phytotax. Sin. 10, 3 : 215, tab. 41, fig. 1—6. — *Lagochilopsis bungei* (Benth.) Knorr. 1966, Новости сист. высш. раст. 3 : 200. — *Moluccella grandiflora* auct. non Steph. : Bunge, 1830, in Ledeb. Fl. Alt. 2 : 418; idem, 1834, Icon. Pl. Nov. Fl. Ross. 5 : 12, tab. 436. — *M. diacanthophylla* auct. non Pall. : Bunge, 1830, l. c. : 418.

Т и п: «In montibus Arcaul deserto soongoro-kirghisici, 1826—1827, C. A. Meyer» (LE).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Китай (Джунгария), Монголия, СССР: Казахстан.

41. *L. pungens* Schrenk, 1844, Bull. Phys.-Math. Acad. Sci. (Pétersb.), 2 : 195. — *L. bungei* Benth. β. *minor* Schrenk, 1841, in Fisch. et Mey., Enum. Pl. Nov. 1 : 32. — *Lagochilopsis pungens* (Schrenk) Knorr. 1966, Новости сист. высш. раст. 3 : 200.

Лектотип: «Songoria, dürre sonnige Hügel am Kara-Kingir, 26 VI 1842, A. Schrenk» (LE).

Распространение. Китай (Джунгария), СССР: Казахстан.

42. *L. androssowii* Knorr. 1953, Бот. мат. (Ленинград), 15 : 340.

Тип: «Сыр-Дарьинская обл., Перовский уезд, урочище Бала-Мурун, отроги Каратау, близ ж.-д. ст. Чийли, по склону, 18 V 1910, Н. В. Андросов» (LE).

Распространение. СССР: Южный Казахстан (хр. Каратау).

43. *L. proskorjakovii* Ikram. 1976, Род лагохилус в Ср. Азии : 38.

Тип: «Южные склоны гор Нуратау, вблизи Ухумского перевала, 27 VII 1964, М. Икрамов, Т. Джанибеков» (Самарканд).

Распространение. СССР: Узбекистан (Нуратинские горы).

Подсекция 2. **Ilicifolii Zucker. subsect. nov.** — Ser. *Kschtutenses* Knorr. 1954, Фл. СССР, 21 : 166, p. p., quoad *L. ilicifolium* Bunge. — Calyx tubuloso-campanulatus. Dentes calycini oblongo-lanceolati, tubo subaequilongi.

Typus: *L. ilicifolius* Bunge.

Чашечка трубчато-колокольчатая. Зубцы чашечки продолговато-ланцетовидные, почти равны трубке.

Тип: *L. ilicifolius* Bunge.

44. *L. ilicifolius* Bunge, 1834, in Benth. Lab. Gen. Sp. : 641.

Тип: «Mongholia, Bunge» (LE).

Распространение. Китай (Внутренняя Монголия, провинции Нинься, Ганьсу, Шэнси), Монголия, СССР: Тувинская АССР.

ЛИТЕРАТУРА

Кнорринг О. Э. Род Зайцегуб — *Lagochilus* Bunge. — В кн.: Флора СССР. Т. 21. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954, с. 160—181. — *Bélanger Ch.* Voyage aux Indes-Orientales, Botanique. Paris, 1833—1837, p. 192+tab. 31. — *Bentham G.* Labiatarum genera et species. London, 1834. 783+LXVIII p. — *Bentham G.* Gen. *Lagochilus* Bunge. — In: *Decandolle.* Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Vol. 12. Paris, 1848, p. 514—516. — *Boissier E.* Flora Orientalis. Vol. 4. Genevae et Basileae, 1879. 1276 p. — *Briquet J.* Gen. *Lagochilus* Bunge, Gen. *Chlainanthus* Briq. — In: *Engler A.*, *Prantl K.* Die natürlichen Pflanzenfamilien. Teil 4, Abt. 3a. Leipzig, 1897, p. 257—258. — *Fischer F.*, *Meyer C.* Enumeratio plantarum novarum, 1. Petropoli, 1841. 113 p. — *Rechinger K.* Flora Iranica, N 150. Graz, 1982. 597 p.

Институт ботаники АН УзССР,
Ташкент.

Получено 19 XII 1984.

УДК 581.3 : 581.4 : 582.734 — Бот. журн., т. 70, № 9

Н. М. Федорончук, В. Д. Савицкий

ПАЛИНОМОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ УКРАИНСКИХ ВИДОВ РОДА *CRATAEGUS* (*ROSACEAE*)

N. M. FEDORONCHUK, V. D. SAVITSKY. PALYNOMORPHOLOGICAL STUDY OF THE UKRAINIAN SPECIES OF THE GENUS *CRATAEGUS* (*ROSACEAE*)

Изучена морфология пыльцевых зерен 24 видов рода *Crataegus* флоры Украины. Пыльцевые зерна исследованных видов характеризуются апертурами одного типа: трехбороздно-порово-оровыми, средних размеров, с длинными и широкими бороздами и слабо выраженными орами и порами, прикрытыми двузубчатым замком. Выявлены два типа скульптуры экзины: переплетенно-струйчатый и ячеисто-струйчатый. Наиболее палинологически гетерогенной оказалась типовая секция *Crataegus*. По всей совокупности признаков пыльцевые зерна исследованных видов характеризуются чертами как примитивности (слабо дифференцированные поры в бороздах, параллельные края борозд), так и продвинутости (бороздно-поровый тип апертуры, более или менее развитые оры, прикрытые краями борозд, слабо развитый столбиковый слой).

Род боярышник (*Crataegus* L.) — один из трудных в систематическом отношении. К настоящему времени описано около 1200 видов рода *Crataegus*, что составляет примерно 1/3 всего нидовоко состава сем. *Rosaceae* Juss.

Произрастают боярышники в основном в умеренной области северного полушария, главным образом в солнечных местах, речных долинах, на склонах оврагов, лесных опушках, изредка встречаются в сомкнутых лесах. Предпочитают богатые лесные, преимущественно известковые почвы.

Существуют различные теории, объясняющие необычайно высокий полиморфизм рода. Некоторые авторы интенсивность формообразования в роде связывают с антропогенным фактором, воздействие которого привело к осветлению лесов, что в свою очередь создало благоприятные условия для светолюбивых видов. Гибридизация и мутации в этих условиях явились мощным источником формообразования (Marie-Victorin, 1930; Palmer, 1932, цит. по: Гладкова, 1969).

О возможности гибридизации как одного из факторов интенсивного видообразования свидетельствуют наличие у многих видов боярышника высокого процента стерильной пыльцы (Standish, 1916) и широко распространенная в роде полиплоидия. Так, по данным В. Н. Гладковой (1969), из всех 42 видов, изученных в кариологическом отношении, почти 2/3 (30) составляют три- и тетраплоиды и только 12 видов являются диплоидами, которые, как правило, связаны либо с древними флористическими областями, либо с реликтовыми растительными сообществами. Часто у близкородственных видов обнаруживаются полиплоидные ряды, что свидетельствует об автополиплоидном их происхождении.

Апогамия в роде (Schulze-Menz, 1964; Пояркова, 1964; Хохлов, 1967; Русанов, 1970; Phipps, Muniyamma, 1980; Niemirowicz-Szczytt, 1982) играет немаловажную роль как фактор, способствовавший его полиморфизму. Апомиксис характерен для многих эволюционных линий рода и является одной из причин обильного формообразования. Из-за апогамии полиплоидия в роде боярышник имеет прогрессивное значение как один из ведущих факторов видообразования (Гладкова, 1969).

Трудности систематики рода *Crataegus* заключаются также и в его внутриродовом подразделении. Проблематично разделение рода на секции (Riedl, 1969). Для многих видов неизвестно их место в системе рода. К настоящему времени не представлено ни одной полной ревизии рода.

Возможно, предпринятые нами исследования морфологии пыльцы помогут в некоторой степени решить ряд спорных вопросов систематики рода. Палиноморфологически род *Crataegus* почти не изучен. В литературе имеются лишь фрагментарные сведения о строении пыльцевых зерен 5 видов (*C. monogyna*, *C. oxyacantha*, *C. pentagyna*, *C. sanguinea*, *C. leiomonogyna*), основанные на изучении их морфологии в основном в световом микроскопе (Erdtman, 1952; Reitzma, 1966; Демченко, 1967, 1968; Куприянова, Алешина, 1978; Kocon, Muszyński, 1982; Артюшенко, Романова, 1984).

Материал и методика

Изучение морфологии пыльцевых зерен проведено на материале Гербария Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР (KW). Описание и измерение параметров пыльцевых зерен проводили в световом микроскопе типа «Argowal», а исследования поверхности ультраструктуры экзины — в сканирующем электронном микроскопе JSM-35 C. При изучении морфологии пыльцы в световом микроскопе применяли ацетолизный (Erdtman, 1943) и спиртовой (Wodehouse, 1935; Куприянова, 1948) методы. На сканирующем электронном микроскопе исследовали неацетолизированные пыльцевые зерна, выделенные из пыльников цветков. Для каждого вида проведены измерения основных параметров 65—70 пыльцевых зерен. Терминология, использованная при описании спородермы, дана по G. Erdtman (1967) и Л. А. Куприиновой (Куприянова, Алешина, 1972).

Палиноморфологически мы изучили почти все дикорастущие виды боярышника, произрастающие на территории Украины, эа исключением 5 видов, отсутствующих в гербарном материале (*C. laevigata* (Poir.) DC. (=*C. oxyacantha* auct.), *C. ambigua* C. A. Mey. ex A. Beck. (=*C. helenolae* Grynj et Klok), *C. kara-*

daghensis Pojark., *C. ceratocarpa* Kossych, *C. calycina* Peterm.). Из культурных интродуцированных видов изучена морфология пыльцы *C. sanguinea*. Для некоторых полиморфных таксонов пыльцевые зерна исследованы из нескольких мест произрастания (*C. pentagyna* s. l., *C. monogyna* s. l.). Всего палиноморфологически исследованы следующие виды:

Crataegus sanguinea Pall., ad lacum Balchasch, 22 VII 1843, A. Schrenk.

C. pentagyna Waldst. et Kit.: а) Хмельницкая обл., Городокский р-н, с. Иванковцы, 27 V 1968, И. Мороз; б) Болгария, m. Strandzá, ad l. c. Cairite prope urb. Achtopol, 7 VI 1954, N. Stojanov, B. Achtard.

C. klokovii Ivashin: а) Полтавская обл., Чернухинский р-н, с. Куринка, лес «Плоское», 24 V 1949, Ф. Гринь; б) Харьковская обл., с. Бабаи — ст. Покотиловка, 17 VI 1919, Е. Лавренко.

C. atrofusca Stev. ex Fisch. et Mey., Крымская обл., Симферопольский р-н, с. Дубки, 3 VI 1980, Я. Дидух, Л. Вакаренко.

C. orientalis Pall. ex Bieb.: а) Крымская обл., окр. г. Старый Крым, на запад от города, 2 VI 1957, Д. Ивашин; б) Крымская обл., Судакский р-н, с. Междуречье, по р. Ай-Серец, обнажения кварцитов, 20 V 1968, М. Котов.

C. pojarkoviae Kossych, Крымская обл., гора Карадаг, у подножия южного склона хр. Сюрю-Кая, 29 V 1961, В. Косых.

C. tournefortii Griseb., Крымская обл., Белогорский р-н, окр. с. Родники, гора Монастырская, коллектор неизвестен.

C. taurica Pojark., Крымская обл., Судакский р-н, окр. Карадагской биологической станции, хр. Карадаг, 14 V 1948, М. Котов, Е. Карнаух.

C. ucrainica Pojark., Одесская обл., Кодимский р-н, с. Лисогорка, лес, 11 V 1949, Ф. Гринь.

C. sphaenophylla Pojark.: а) Крымская обл., Судакский р-н, окр. Карадагской биологической станции, окр. сел Козы, Челки, каменистые степные склоны, 16 V 1948, М. Котов, Е. Карнаух; б) Крымская обл., окр. г. Старый Крым, гора Агармыш, западный склон, в балке, 24 V 1968, М. Котов.

C. curvisepala Lindm., Львовская обл., Николаевский р-н, с. Верен, 16 V 1969, С. Морозюк.

C. pseudokyrtostyla Klok., окр. г. Киева, Пуща-Водица, сосновый лес, 25 V 1922, Д. Зеров, П. Оксиюк.

C. subrotunda Klok., Ворошиловградская обл.; Каховский р-н, заповедник «Стрелецкая степь», на склоне восточной экспозиции, 17 V 1959, О. Дубовик.

C. fallacina Klok., Донецкая обл., Славянский р-н, с. Богородичное, луговые склоны над Донцом, 13 V 1957, Д. Ивашин.

C. stevenii Pojark., Крымская обл., окр. Ливадии, 6 V 1968, В. Косых.

C. monogyna Jacq., Англия, Glooston, bedgeron Leicestershire, 24 V 1964, E. Horwood.

C. lipskyi Klok., Одесская обл., Тарутинский р-н, с. Лесное, широколиственный лес, 15 V 1973, Л. Крицкая.

C. leiomonogyna Klok., Черкасская обл., (б. Киевская обл.), Смелянский р-н, окр. с. Яблоневка, в лесу, 12 V 1924, коллектор неизвестен (тип).

C. alutaceae Klok., окр. г. Николаева, в роще, вблизи большого оврага, 29 IV 1905, А. Яната.

C. popovii Chrshan., УССР, на ракушняке Днестровского лимана (котип).

C. azarella Griseb., Крымская обл., окр. с. Ароматного, коллектор неизвестен.

C. pseudoheterophylla Pojark., Крымская обл., ущелье Уч-Кош, 17 V 1977, В. Косых, М. Карасюк.

C. microphylla C. Koch, Крымская обл., Алуштинский р-н, 8-й км на запад по дороге от г. Алушты, в лесу, 24 V 1955, А. Попов и др.

C. dipyrena Pojark., Крымская обл., Белогорский р-н, с. Калиновка, 27 V 1968, В. Косых.

Результаты и обсуждение

Результаты проведенных исследований сведены в таблицу, где даны средние значения измеренных параметров пыльцевых зерен, тип скульптуры экзины и процент деформированных зерен (см. таблицу).

Основные параметры (в мкм) и тип скульптуры пыльцевых зерен видов рода *Crataegus*

Вид	Длина полярной оси (п. о.)	Экваториальный диаметр (э. д.)	Отношение длины п. о. к э. д. (*P*)	Ширина мезокольпиума	Диаметр апокольпиума	Толщина экзины	Скульптура экзины	Деформированные и стерильные пыльцевые зерна, %
C. sanguinea	38.4	26.7	1.4	12.1	4.7	1.9	Переплетенно-струйчатая	20—22
C. pentagyna	41.2	32.3	1.3	15.6	4.0	1.9	Ячеисто-струйчатая	18—20
C. klokovii	46.9	33.5	1.4	17.4	5.8	2.2	То же	10—15
C. atrofusca	43.2	30.6	1.4	16.4	3.6	2.2	Переплетенно-струйчатая	20—25
C. orientalis	43.3	39.0	1.1	20.2	7.0	2.1	То же	20—25
C. pojarkoviae	42.2	30.7	1.4	14.8	1.6	2.1	» »	40
C. tournefortii	48.4	37.3	1.3	18.8	6.2	2.1	Ячеисто-струйчатая	17—20
C. taurica	44.3	29.6	1.5	13.7	5.4	1.9	То же	30—35
C. ucranica	45.8	33.3	1.4	15.5	5.5	2.0	» »	22—25
C. sphaenophylla	42.6	29.8	1.4	13.9	4.0	2.0	Переплетенно-струйчатая	25—27
C. dipyrena	41.5	32.3	1.3	17.0	5.5	2.2	То же	30
C. curvisepala	40.1	30.6	1.3	15.3	4.3	1.9	» »	10—12
C. pseudokyrtostyla	42.9	30.4	1.4	14.7	5.9	1.9	» »	15—20
C. subrotunda	46.2	39.4	1.2	20.9	6.1	1.9	Ячеисто-струйчатая	10—15
C. fallacina	38.6	27.1	1.4	13.1	4.9	1.9	То же	5
C. stevenii	47.0	34.0	1.4	15.0	8.0	2.8	Переплетенно-струйчатая	15
C. monogyna	42.7	29.4	1.5	14.2	5.8	2.5	То же	80—85
C. lipskyi	37.4	33.8	1.1	18.9	4.0	2.1	» »	3—4
C. leiomonogyna	38.2	34.2	1.3	15.2	4.2	2.2	Ячеисто-струйчатая	5—7
C. praearmata	36.9	28.7	1.2	15.4	6.6	1.7	Переплетенно-струйчатая	5—7
C. pseudoheterophylla	41.7	27.3	1.5	11.2	3.2	2.1	То же	15
C. alutacea	41.2	33.2	1.2	16.7	6.2	1.8	Ячеисто-струйчатая	5—8
C. popovii	37.7	35.1	1.1	17.9	5.7	1.8	То же	20
C. azarella	41.8	36.2	1.1	16.8	7.2	3.0	Переплетенно-струйчатая	55
C. microphylla	43.1	33.3	1.3	15.0	3.4	1.9	Ячеисто-струйчатая	35

Пыльцевые зерна изученных видов одного типа — трехбороздно-поровооровые, эллипсоидальные (отношение длины полярной оси к экваториальному диаметру P=1.30—1.64) у большинства видов, реже — широкоэллипсоидальные (P=1.10—1.30, *C. orientalis*, *C. lipskyi*, *C. popovii*); в очертании с полюса трехлопастные; по размерам средние, приближаются к классу крупных. Борозды длинные, с параллельными краями и заостренными концами, доходят почти до самого полюса (диаметр апокольпиума от 1.65 — *C. pojarkoviae*, до 8.00 — *C. stevenii*), глубокие, широкие, сжатые на экваторе. Мембрана борозд более или менее зернистая, почти гладкая или мелкобугорчатая. Поры выражены слабо, почти округлые, прикрыты двузубчатым замком, слабо заметные, крыловидные в очертании. Экзина тонкая — от 1.7 (*C. leiomonogyna*) до 3.0 мкм (*C. stevenii*), равномерно утолщенная, состоит из тонкой сэкзины и очень тонкой нэкзины. Стерженьковый слой в оптическом сечении почти незаметен, край экзины ровный. Скульптура поверхности экзины переплетенно-струйчатая (*C. sanguinea*, виды секции *Azaroli* и др.) или ячеисто-струйчатая (*C. pentagyna*, *C. klokovii*, некоторые виды секции *Crataegus*). Диаметр ячеек может колебаться от 0.2 до 0.5 мкм. По рисунку поверхности экзины апокольпиум и мезокольпиум почти не различаются.

Рассмотрим более детально морфологию пыльцевых зерен видов боярышника по отдельным секциям, придерживаясь в основном системы K. Zabel (Beissner e. a., 1903).

Секция *Sanguineae* Zabel ex Schneid. представлена во флоре Украины исключительно интродуцированными культурными видами, среди которых наиболее широкое распространение в дендрариях и парках получили *C. sanguinea*,

C. coccinea L., *C. chlorocarpa* Lenné et C. Koch, *C. korolkowii* L. Henry, *C. dahurica* Koehne ex Schneid., *C. maximowiczii* Schneid., *C. chlorosarca* Maxim. Из этой секции мы палиноморфологически исследовали *C. sanguinea* как наиболее часто встречающийся в культуре. Описание пыльцы этого вида приведено в работе Л. А. Куприяновой и Л. А. Алешиной (1978), где пыльцевые зерна описаны как трехбороздно-порово-оровые, эллипсоидальные, с глубокими и широкими бороздами, слабозаметными орами и порами и равномерно утолщенной экзиной. Мы установили для этого вида следующее: пыльцевые зерна трехбороздно-орово-поровые, продолговато-эллипсоидальные (P=1.43), в очертании с полюса трехлопастные; среднее значение длины п. о. — 38.4, э. д. — 26.8 мкм. Борозды длинные, с заостренными концами, доходят почти до самого полюса (диаметр апокольпиума 4.7 мкм), глубокие, широкие, на экваторе сжатые, края борозд параллельные, мембрана борозд мелкозернистая. Поры слабо заметные, оры крыловидные, прикрыты двузубчатым замком. Экзина тонкая (2.0 мкм), равномерно утолщенная, стерженьки слабо заметные. При описании пыльцы этого вида Куприянова и Алешина указывают на наличие у него очень тонкой извилисто-струйчатой скульптуры со струями, направленными друг к другу под углом. По-видимому, описание скульптуры проведено на основании изучения пыльцевых зерен под световым микроскоиом, разрешающая способность которого не дает возможности более детально изучить этот признак. На сканирующем электронном микроскопе поверхность экзины видна как очень сложно переплетенная система струй. Отдельные струи, сливаясь попарно, очень плотно примыкают друг к другу. Такую скульптуру из попарно слитых, сложно переплетенных между собой струй мы называем переплетенно-струйчатой (табл. I, *1*, *2*; табл. II).

Из секции *Pentagyna* Schneid. изучены *C. pentagyna* и *C. klokovii* (табл. III; табл. IV, *7*, *9*). Сюда же, по-видимому, следует отнести также вид гибридогенного происхождения *C. atrofusca*. Пыльцевые зерна этих видов по своим параметрам и скульптуре экзины почти не различаются между собой, за исключением образца *C. pentagyna*, собранного в Хмельницкой обл. Для последнего характерны более мелкие размеры пыльцевых зерен (п. о. — 37.5, э. д. — 25.1 мкм), скульптура экзины ячеисто-струйчатая с короткими отдельными струями и большим числом мелких ячей, диаметр которых, как правило, не превышает 0.3 мкм. Пыльцевым зернам *C. atrofusca* свойствен переплетенно-струйчатый тип скульптуры, без ячеек, который напоминает скульптуру экзины пыльцы *C. sanguinea* (табл. I, *5*, *6*; табл. II, *4*).

К секции *Azaroli* Loud., кроме двух очень близких крымских видов *C. orientalis* и *C. pojarkoviae*, мы относим также *C. tournefortii*. Все 3 изученных вида очень близки по палиноморфологическим признакам. Пыльцевые зерна у них больше средних, приближаются к классу крупных, широкоэллипсоидальные с широкими и длинными бороздами, которые у *C. pojarkoviae* почти сливаются на полюсах. Для этого вида характерен также высокий процент деформированных пыльцевых зерен (40). Мембране борозд почти гладкая (*C. orientalis*), или слабозернистая (*C. pojarkoviae*). Скульптура поверхности экзины типично переплетенно-струйчатая, с длинными, слегка переплетающимися струями и совсем лишена ячей (табл. II, *1*, *2*). Исключение составляют пыльцевые зерна *C. tournefortii*, у которых среди струй изредка вкраплены отдельные мелкие ячейки (табл. III, *3*).

Типовая секция *Crataegus* наиболее представительна во флоре Украины и неоднородна по палиноморфологическим признакам. Пыльцевые зерна изученных видов этой секции несколько различаются по форме — от продолговато-эллипсоидальных (*C. sphaenophylla*, *C. pseudoheterophylla*) до широкоэллипсоидальных (*C. lipskyi*, *C. popovii* и др.). Наиболее крупные пыльцевые зерна отмечены у *C. stevenii* (п. о. — 47.0 мкм), самые мелкие — у *C. leiomonogyna* (п. о. — 37.0 мкм). Наблюдаются различия и по проценту деформированных и стерильных пыльцевых зерен. Наибольший процент деформированных пыльцевых зерен отмечен у *C. monogyna* s. l. — 80—85 (сборы из Болгарии), наименьший — у *C. lipskyi* и *C. leiomonogyna* — 3—7. Поры у всех видов слабо выражены, у большинства из них прикрыты двузубчатым замком. Борозды длинные, глубокие, широкие. По типу скульптуры экзины среди видов секции четко выделя-

ется группа видов из родства *C. monogyna* s. l. (*C. monogyna* s. str., *C. lipskyi*). Для пыльцевых зерен видов этой группы характерен переплетенно-струйчатый тип скульптуры экзины (табл. II, *7*). Исключение составляет только *C. leiomonogyna*, у которого поверхность экзины имеет ячеисто-струйчатую скульптуру. Однако следует отметить, что ячеек на поверхности очень мало и располагаются они неравномерно (табл III, *7*; табл. IV, *5*). Переплетенно-струйчатая скульптура экзины характерна также для *C. azarella* и *C. curvisepala* (табл. II, *5*; I, *3*). Все остальные виды секции характеризуются типичной ячеисто-струйчатой скульптурой экзины с более или менее крупными и равномерно расположенными ячейками по всей поверхности пыльцевого зерна.

В результате проведенного сравнительного палиноморфологического изучения видов рода *Crataegus* флоры Украины установлено следующее:

1. Почти для всех видов рода характерен более или менее высокий процент деформированных, стерильных пыльцевых зерен, лишенных пор в бороздах. Особенно высоким процентом деформированных пыльцевых зерен отличаются широкоареальные виды (*C. monogyna*, *C. pentagyna* и др.), а также виды, явно гибридогенного происхождения (*C. dipyrena*, *C. tournefortii* и др.).

2. Пыльцевые зерна исследованных видов характеризуются одним типом апертур: трехбороздно-порово-оровым.

3. Пыльцевые зерна средних размеров, приближающиеся к крупным; борозды широкие и длинные, суженные на экваторе со слабо выраженными орами и порами, прикрытыми двузубчатым замком. Экзина тонкая, равномерно утолщенная, со слабо развитым стерженьковым слоем.

4. Выявлены два типа скульптуры экзины: переплетенно-струйчатая и ячеисто-струйчатая. Для переплетенно-струйчатой скульптуры спородермы характерно плотное расположение струй, которые, переплетаясь и сливаясь попарно или по 3—4, тесно прилегают друг к другу. Ячеисто-струйчатая скульптура имеет более рыхлое расположение струй, вследствие чего между ними образуются свободные пространства в виде ячей. Наиболее длинные и толстые струи отмечены у *C. orientalis* и *C. pojarkoviae* (ряд *Orientales* Pojark.), у которых отдельные струи нередко тянутся по всей длине пыльцевого зерна. Самые короткие струи, напоминающие морщинки, у пыльцевых зерен *C. sphaenophylla* и у видов ряда *Erianthae* Pojark. Наиболее многочисленные и крупные ячеи обнаружены у пыльцевых зерен *C. subrotunda* (0.5—0.6 мкм).

Ячеисто-струйчатую скульптуру как наименее упорядоченную следует, по-видимому, считать более примитивным типом, чем переплетенно-струйчатую.

5. Наиболее палинологически гетерогенной оказалась типовая секция *Crataegus*. Отдельные группы и виды секции различаются по размеру пыльцевых зерен и их форме (от продолговато-эллипсоидальных до широкоэллипсоидальных), ширине борозд и особенно по характеру скульптуры экзины. Достаточно широкая амплитуда изменчивости признаков скульптуры пыльцевых зерен у представителей секции *Crataegus*, на наш взгляд, может отражать широкий диапазон экологических условий, в которых происходили формирование и адаптация таксонов в процессе эволюции.

6. По всей совокупности признаков пыльцевые зерна исследованных видов характеризуются чертами как примитивности: слабодифференцированные поры в бороздах, параллельные края борозд, ячеисто-струйчатая скульптура экзины (у некоторых видов), так и продвинутости: бороздно-поровый тип апертуры, более или менее развитые оры, прикрытые краями борозд в виде двузубчатого замка, переплетенно-струйчатая скульптура экзины, едва заметный, почти редуцированный столбиковый слой. Из пыльцевых зерен изученных нами видов наиболее примитивными следует считать пыльцевые зерна видов типовой секции *Crataegus*, наиболее продвинутыми — пыльцевые зерна видов секции *Azaroli*.

ЛИТЕРАТУРА

Артюшенко А. Т., Романова Л. С. Морфология пыльцы реликтовых, эндемичных и редких видов флоры Украины. Киев: Наук. думка, 1984. 47 с. — *Гладкова В. Н.* Карпологическое изучение родов *Crataegus* L. и *Cotoneaster* Medik. (*Maloideae*) в связи с их систематикой. — Бот. журн., 1969, т. 53, № 9, с. 1263—1273. — *Демченко Н. И.* Палинологические данные к систематике и филогении розоцветных: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Одесса,

1967. 24 с. — *Демченко Н. І.* Паліноморфологічні дані і систематика яблуневих. — В кн.: Тези доповідей 4-го з'їзду Укр. бот. товариства. Київ, 1968, с. 118—119. — *Куприянова Л. А.* Морфология пыльцы однодольных растений. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, 1948, сер. 1, вып. 7, с. 163—262. — *Куприянова Л. А., Алешина Л. А.* Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. Т. 1. Л.: Наука, 1972. 171 с. — *Куприянова Л. А., Алешина Л. А.* Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. Т. 2. Л.: Наука, 1978. 188 с. — *Поярκова А. И.* К изучению систематического состава боярышников Ближнего Востока. — Нов. сист. высш. раст., 1964, т. 1, с. 151—174. — *Русанов Ф. Н.* История развития рода *Crataegus*. — В кн.: Интродукция и акклиматизация растений. Ташкент: Фан, 1970, вып. 6, с. 20—28. — *Хохлов С. С.* Апомиксис: классификация и распространение у покрытосеменных растений. — В кн.: Успехи современной генетики. М.: Наука, 1967, с. 43—105. — *Beissner E., Schelle C., Zabel K.* Handbuch der Laubholz-Benennung. Berlin, 1903. 320 S. — *Erdtman G.* An introduction to pollen analysis. Waltham. Mass., 1943. 240 p. — *Erdtman G.* Pollen morphology and plant taxonomy of angiosperms. Stokholm, 1952. 539 p. — *Erdtman G.* A plea for clarity and unification. — Pollen et spores, 1967, vol. 19, N 1, p. 5—7. — *Kocon J., Muszyński S.* Ultrastructure of pollen grain sculpturing in several of the *Rosaceae* family. — Acta Soc. Bot. Polon., 1982, vol. 32, N 4, p. 341—344.— *Niemirowicz-Szczytt K.* Apomiksja w rodzinie różowatych. — Wiad. Bot., 1982, t. 26, N 1—2, S. 19—28. — *Phipps J. B., Muniyamma M.* A taxonomic revision of *Crataegus* (*Rosaceae*) in Ontario. — Can. J. Bot., 1980, vol. 58, N 15, p. 1621—1699. — *Reitzma R.* Pollen morphology of some European *Rosaceae*. — Acta Bot. Neerl., 1966, vol. 15, N 2, p. 290—307. — *Riedl H.* Gattung *Crataegus*. — In: Flora der Iranischen Hochlandes und der umrahmenden Gebirge/Ed. K. H. Rechinger. Graz, Austria, 1969, S. 49—65. — *Schulze-Menz G. K.* Familien *Rosaceae*. — In: *Engler A.* Syllabus der Pflanzenfamilien. Leipzig, 1964, S. 231—237. — *Standish L. M.* What is happenning to the hawthorns?— Heredity, 1916, vol. 7, p. 266—278. — *Wodehouse R. P.* Pollen grains. N. Y.; London, 1935. 237 p.

Институт ботаники
им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 31 X 1984.

УДК 537.533.35 : 582.26

Бот. журн., т. 70, № 9

А. М. Нурушева, В. Ф. Машанский

УЛЬТРАСТРУКТУРА *COCCOMYXA PELTIGERA* — ФИКОБИОНТА *PELTIGERA APHTHOSA* (*PELTIGERACEAE*) В ВОЗДУШНО-СУХОМ И УВЛАЖНЕННОМ СОСТОЯНИЯХ

A. M. NURUSHEVA, V. F. MASHANSKY. THE ULTRASTRUCTURE OF *COCCOMYXA PELTIGERA* — PHYCOBIONT OF *PELTIGERA APHTHOSA* (*PELTIGERACEAE*) IN AIR-DRY AND MOIST CONDITIONS

Проведено исследование ультраструктуры водоросли *Coccomyxa peltigera* — фикобионта *Peltigera aphthosa*. Показано, что при длительном хранении в воздушно-сухом состоянии в гербарии в полной темноте фотосинтетический аппарат находится в состоянии активности. Действие света после увлажнения вызывает быстрое и значительное увеличение запасных питательных веществ.

До настоящего времени исследования строения водоросли *Coccomyxa* как свободноживущих форм, так и фикобионтов различных групп лишайников проводили в основном на уровне световой микроскопии (Waren, 1920; Letrouit-Galinou, 1968; Poelt, Jülich, 1969). Лишь работа E. Peveling и M. Galun (1976) посвящена электронно-микроскопическому изучению водоросли *Coccomyxa* — фикобионта некоторых сумчатых и базидиальных лишайников, однако многие детали тонкого строения этой водоросли требуют дополнительного изучения. Настоящее исследование посвящено изучению тонкой структуры водоросли *Coccomyxa peltigera* — фикобионта *Peltigera aphthosa*.

Материал и методика

Объектом исследования служил листоватый лишайник *Peltigera aphthosa*. Фикобионтами этого вида лишайника являются синезеленая нитчатая водоросль рода *Nostoc* и одноклеточная зеленая водоросль *Coccomyxa peltigera*,

которую подвергали электронно-микроскопическому изучению. Для этого при заборе материала специально выбирали участки таллома без цефалодий, внутри которых живут колонии рода *Nostoc*. Таким образом, исследуемый материал заключал в себе только *Coccomyxa*.

Лишайники собирали в смешанном лесу Лужского р-на Ленинградской обл. Проводили исследование лишайников, находившихся в воздушно-сухом состоянии, хранившихся в гербарных условиях в полной темноте в течение года и увлажненных непосредственно перед фиксацией. Часть материала как в воздушно-сухом состоянии, так и после увлажнения освещали в течение 8 ч оранжерейной лампой ОТ-400 Е. Интенсивность освещения 14 000 лк. Кроме того, материал обезвоживали из воздушно-сухого состояния в высоком вакууме с ловушкой, охлажденной до температуры жидкого азота. Снижение веса составляло 5 %. Исследуемый образец фиксировали 2 %-ным глутаровым альдегидом на 0.5 *М* какодилатном буфере (pH 7.4) с постфиксацией OsO_4 на том же буфере, обезвоживали серией спиртов и абсолютным ацетоном и заключали в аралдит. Ультратонкие срезы приготовляли с помощью ультрамикротома LKB-III, окрашивали уранилацетатом и цитратом свинца, по E. Reynolds (1963). Просмотр препаратов осуществляли в электронном микроскопе JEM-7.

Результаты исследования

При электронно-микроскопическом исследовании воздушно-сухих лишайников обнаружено, что плотное соприкосновение стенок водорослей между собой осуществляется не на всем протяжении, так как в местах соприкосновения трех клеток образовывался промежуток треугольной формы, лишенный какого-либо содержимого; иногда клетки располагаются отдельно друг от друга и между ними проходят гифы гриба. Контакты клеток водоросли с гифами гриба обнаруживаются на срезах далеко не всегда. В участках между оболочкой гифы гриба и клеткой водоросли отмечены скопления электронно-плотного вещества, иногда гомогенного, иногда образующего 2—3 слоя. Клетки водоросли имеют довольно темно окрашенную клеточную стенку толщиной порядка 0.1—0.2 мкм. Стенки образованы фибриллярным материалом и состоят из трех слоев: двух плотных, разделенных третьим, светлым, шириной 20—30 нм. Наружный плотный слой более узкий, около 20 нм шириной, внутренний — около 80 нм. Дополнительная тонкофибриллярная оболочка окружает несколько клеток. Плазмалемма в одних клетках практически прилегает к клеточной стенке, в других — отступает от нее на небольшое расстояние, образуя либо пространства, содержащие тонкогранулированную субстанцию, либо структуры типа ломасом. Ломасомы образуют или инвагинации в глубь цитоплазмы, где могут представлять собой скопления разветвленных мембран в виде миелиноподобных фигур, или впячивания в экстраклеточное пространство, выявляемые на срезах в виде пузырьков и коротких трубочек (табл. I, *1*, *2*). В клетках водорослей хорошо выявляются присущие им органоиды (табл. I, *2*).

Ядро овальной формы, ядерная оболочка имеет неровные очертания, в ней встречаются немногочисленные поры. Бо́льшая часть ядра занята диффузным хроматином, который в нуклеоплазме распределен неравномерно, глыбки конденсированного хроматина прилегают к оболочке ядра.

Число митохондрий невелико (1—2 на срез клетки). Митохондрии округлой формы (табл. I, *2*, *3*), кристы в них ориентированы по радиусу. У некоторых митохондрий в матриксе встречаются концентрические миелиноподобные фигуры, либо редкие черные интрамитохондриальные гранулы, имеющие различный диаметр, и миторибосомы. Матрикс митохондрий по плотности мало отличается от окружающей гиалоплазмы.

Приблизительно половина объема протопласта, а в некоторых клетках больше занята хлоропластом (табл. I, *2*, *3*). Хлоропласт ограничен оболочкой, состоящей из двух элементарных мембран, отделенных одна от другой промежутком низкой электронной плотности шириной 15 нм. Внутренняя мембранная система хлоропластов образована комплексами из 3—5 и более тилакоидов. Число тилакоидов в хлоропласте в среднем равно 50 на срез клетки, ширина тилакоида — 12 нм. Друг от друга комплексы отделены участком стромы

в 44 нм. Всего на срез хлоропласта обнаруживается от 10 до 30 комплексов. В большинстве случаев они располагаются упорядоченно, мембраны тилакоидов ровные, складки и извилистости встречаются крайне редко. У большинства хлоропластов в строме видны пластоглобулы разного диаметра, равномерно электронно-плотные, число которых в среднем составляет 10 на срез клетки. Помимо пластоглобул, в строме хлоропластов встречаются более крупные (размером до 0.3—0.5 мкм) включення неправильной формы с размытыми границами. Строма хлоропластов по электронной плотности незначительно превышает гиалоплазму и содержит многочисленные гранулы, сходные с рибосомами, в основном собранные в полисомы. Пиреноид не обнаруживается.

На некоторых срезах клеток в цитоплазме можно видеть крупные (размером до 0.1—0.2 мкм), ограниченные мембраной тела, состоящие из двух компонентов: периферической зоны — более светлой, мелкозернистой — и центральной части — электронно-плотной, в которой выделяются еще более темные включения округлой формы (табл. I, *3*). Сходные структуры описаны Peveling и Galun (1976) как мультивезикулярные тела, однако на нашем материале везикулы в них обычно не обнаруживаются и они более напоминают липидные тела. Везикулы в них обнаруживаются лишь в отдельных случаях, когда периферическая зона оказывается полностью электронно-прозрачной. Это, по нашему мнению, свидетельствует о том, что указанные тела представляют собой вторичные запасные питательные вещества, находящиеся на разной стадии деградации (табл. I, *2*). По структуре описанная центральная плотная часть напоминает липидное или липопротеиновое включение, находящееся в вакуоли.

Цитоплазматические рибосомы в основном собраны в полисомы. Эндоплазматический ретикулум выражен крайне слабо. Можно видеть лишь единичные каналы гладкого или шероховатого типа. В цитоплазме встречаются скопления микротрубочек диаметром порядка 2.5 нм. Они располагаются в отдельных участках клетки, в частности окружая хлоропласт или описанные выше включения вторичных запасных питательных веществ. Аппарат Гольджи и микротельца не обнаруживаются.

Различия в тонком строении клеток водорослей, подвергавшихся увлажнению, невелики. Они заключаются в основном в изменении клеточной стенки, которая в 2—3 раза утончается (до 60 нм). Уменьшается и размер свободных промежутков между клетками водорослей. Какие бы то ни было изменения тонкого строения протоплазмы не обнаружены. Не отмечены, в частности, увеличения размеров или числа крахмальных зерен, наблюдавшиеся J. Jacobs и V. Ahmadjian (1971).

После того, как лишайники, находящиеся в воздушно-сухом состоянии, подвергли освещению, отмечены некоторое расширение просвета тилакоидов (табл. II, *1*), появление в единичных клетках небольших включений крахмала (табл. II, *2*). Освещение увлажненных лишайников привело к значительному увеличению числа и размеров крахмальных зерен в строме хлоропластов (табл. II, *3*). В цитоплазме видны ограниченные мембраной крупные гомогенные тела. В окружающей их периферической электронно-прозрачной зоне находятся единичные везикулы. Таким образом, описанные Peveling и Galun (1976) мультивезикулярные тела в действительности представляют собой включения вторичных запасных питательных веществ.

Митохондрии приобретают вытянутую форму и располагаются вблизи оболочки хлоропласта. Наблюдается набухание митохондриальных крист при некотором увеличении электронной плотности матрикса.

Обсуждение результатов

Таким образом, полученные данные показывают, что при длительном нахождении в неблагоприятных условиях существования (в высушенном до воздушно-сухого состоянии и длительном хранении в гербарии в полной темноте) клетки водоросли *Coccomyxa peltigera* сохраняют все присущие им структуры. Более того, фотосинтетический аппарат, судя по морфологическим признакам,- находится в состоянии активности, о чем может свидетельствовать упорядоченное расположение фотосинтетических мембран, многочисленные рибосомы

в хлоропластах, в противоположность тому, что описано для других видов растений, у которых длительное пребывание в темноте вызывает нарушение фотосинтетического аппарата (Воскобойников и др., 1980). Как известно (Harris, 1971), у высушенных лишайников фотосинтез отсутствует, однако, по-видимому, 5 %-ной несвязанной воды, остающейся в лишайниках в наших экспериментах, достаточно для осуществления физиологических реакций в клетках, находящихся в воздушно-сухом состоянии. Количество митохондрий в клетке невелико, они содержат относительно немного крист. Эти данные также противоречат известным фактам о возрастании роли митохондрий у одноклеточных водорослей в условиях темноты (Воскобойников, Машанский, 1984).

Действие света на лишайники, находившиеся в воздушно-сухом состоянии, вызывает небольшие изменения в клетке водоросли, затрагивающие главным образом фотосинтетические мембраны, в которых, по-видимому, происходит перераспределение осмотически активных веществ. Эти изменения свидетельствуют о невысокой чувствительности воздушно-сухих лишайников к действию света, как и других альтерирующих факторов, в частности к высокой температуре (Lange, 1953). Однако они, по-видимому, полностью готовы к функционированию, так как увлажнение приводит к быстрому и значительному увеличению запасных питательных веществ на свету.

ЛИТЕРАТУРА

Воскобойников Г. М., Ананьева Т. И., Верзилин Н. Н. Изменение ультраструктуры хлоропластов и пигментного состава *Euglena gracilis* при длительном углеродном голодании.— Бот. журн., 1980, т. 65, № 1, с. 97—99. — *Воскобойников Г. М., Машанский В. Ф.* Изменение ультраструктуры митохондрий у водорослей *Euglena gracilis* при длительном содержании их в темноте на минеральной среде. — Цитология, 1984, т. 26, № 3 с. 252—257. — *Harris G.* The ecology of corticolous lichens. II. — J. Ecol., 1971, vol. 59, p. 441—452. — *Jacobs J., Ahmadjian V.* The ultrastructure of lichens. II. *Cladonia cristatella*: the lichen and its isolated symbionts. — J. Phycol., 1971, vol. 7, N 1, p. 71—82. — *Lange O.* Hitze- und Trockenresistenz der Flechten in Beziehung zu ihrer Verbreitung. — Flora, 1953, Bd 140, N 1, S. 39—97. — *Letrouit-Galinou M.* Les Algues des Lichens. — Bul. Soc. Bot. France, Mem., Colloque sur les Lichens, Paris, 1968, p. 35—77. — *Peveling E., Galun M.* Electron microscopy of *Coccomyxa* Schmidle.— New Phytol., 1976, vol. 77, N 3, p. 713—718. — *Poelt J., Jülich W.* Über die Beziehungen corticoider Basidiomyceten zu Algen. — Öster. Bot. Z., 1969, Bd 116, N 1—5, S. 400—410. — *Reynolds E.* The use of lead citrate at high pH as an electron stain in electron microscopy. — J. Cell Biol., 1963, vol. 17, N 1, p. 208—213. — *Waren H.* Reinkulturen von Flechtengonidien. Öfersigt at Finska Vetenskaps-Soc., Helsingfors: Förhanlingar, 1920, Bd 61, S. 1—79.

Институт цитологии АН СССР,
Ленинград.

Получено 13 XI 1984.

УДК 582.632.1 : 634.94 (474.3)

Бот. журн., т. 70, № 9

М. Я. Лайвиньш

ЧЕРНООЛЬХОВЫЕ ЛЕСНЫЕ СООБЩЕСТВА (CARICI ELONGATAE—ALNETUM KOCH 1926) ОЗЕРНЫХ ОСТРОВОВ ЛАТВИИ

M. Ya. LAIVINŠ. BLACK ALDER FOREST COMMUNITIES (CARICI ELONGATAE — ALNETUM KOCH 1926) OF LATVIAN LAKE ISLANDS

Разными приемами классификации и ординации выделены два варианта черноольховых лесных сообществ — с *Calla palustris* и с *Carex acutiformis*, различающихся как по флористическому составу, так и по экологическим условиям местопроизрастания.

Черноольховые лесные сообщества на озерных островах территории Латвии встречаются часто. Эти леса произрастают на пониженных прибрежных полосах островов, но встречаются и в центральных частях островов во впадинах с неглу-

ТАБЛ

Видовой состав черноольховых сооб

Варианты	С *Calla palustris*								
Порядковый номер столбцов	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Номера описаний	19	20	21	16	15	14	13	11	17
Величина учетной площади, м^2	100	120	100	120	80	120	100	80	70
Число видов	24	19	20	24	20	31	18	16	18
Покрытие древесного яруса (E_3), %	85	80	90	65	80	85	90	70	90
Покрытие кустарникового яруса (E_2), %	35	25	30	15	30	40	10	20	25
Покрытие травяного яруса (E_1), %	70	40	55	75	70	85	60	75	80
Покрытие мохового яруса (E_0), %	10	5	15	10	20	30	30	15	5
E_3 *Quercus robur* L.	1.1	+.1	1.1	.	.	.	.	+.1	1.1
Tilia cordata Mill.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Betula pubescens Ehrh.	+.1	+.1	+.1	1.1	+.1	+.1	1.1	.	.
B. pendula Roth	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Alnus incana (L.) Moench	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Fraxinus excelsior L.	.	+.1	+.1	+.1	.	.	.	.	1.1
Picea abies (L.) Karst.	1.1	2.1	+.1	2.1	+.1	+.1	.	.	.
E_2 *Rubus nessensis* W. Hall.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Sorbus aucuparia L.	.	+.1	.	.	.	.	.	.	.
Humulus lupulus L.	.	.	.	.	.	+.1	.	.	.
Padus avium Mill.	.	.	+.1	+.2	2.2	2.2	+.1	1.2	1.2
Rhamnus cathartica L.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Frangula alnus Mill.	.	+.1	.	.	.	.	.	.	.
Salix myrsinifolia Salisb.	+.2	.	.	+.2	+.2	+.2	.	1.2	+.2
Rubus caesius L.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
R. idaeus L.	+.1	.	.	.	.	+.1	1.3	.	+.1
Характерные и дифференциальные виды класса, порядка, союза и ассоциации									
E_3 *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.	4.4	3.4	4.4	1.2	3.3	4.4	4.4	2.3	4.4
E_2 *Ribes nigrum* L.	2.3	1.2	2.3	.	1.2	3.4	.	2.3	2.3
Salix cinerea L.	1.2	.	+.2	1.2	+.2	+.2	.	.	+.2
E_1 *Thelypteris palustris* Schott	.	.	.	4.4	3.3	4.4	2.3	3.3	2.3
Calamagrostis canescens (Weber) Roth	+.1	.	.	.	1.3	1.3	2.3	.	2.3
Carex elongata L.	+.2	2.2	2.2	1.2	.	1.2	+.2	+.2	.
Solanum dulcamara L.	1.1	+.1	+.1	.	1.2	.	.	1.2	.
E_0 *Sphagnum squarrosum* Pers.	1.3	+.3	2.4	1.3	1.3	.	.	.	.
Дифференциальные виды вариантов									
E_1 *Dryopteris assimilis* S. Walker	4.4	2.2	1.2	2.2	+.2	1.2	1.2	+.2	.
Calla palustris L.	+.1	.	+.1	.	.	1.3	.	+.1	.
E_0 *Sphagnum palustre* L.	.	.	1.3	1.3	.	2.3	2.3	.	+.3
E_1 *Angelica archangelica* L.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Carex acutiformis Ehrh.	.	.	.	.	.	.	.	.	2.2
Eupatorium cannabinum L.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Сопровождающие виды									
E_1 *Iris pseudacorus* L.	1.2	2.2	+.2	.	.	2.3	.	.	+.2
Angelica sylvestris L.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Glechoma hederacea L.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Urtica dioica L.	.	.	.	.	2.3	1.3	.	+.1	.
Lysimachia vulgaris L.	1.1	+.1	1.1	+.1	.	1.1	1.1	1.1	2.1
Scutellaria galericulata L.	.	.	.	.	.	1.1	1.1	1.1	1.1
Filipendula ulmaria (L.) Maxim.	+.1	.	.	2.1	2.1	2.1	1.1	.	.
Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud.	.	.	.	.	.	2.3	+.1	.	3.3
Galium palustre L.	1.1	+.1	+.1	1.1	.	.	1.1	+.1	.
Paris quadrifolia L.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Maianthemum bifolium (L.) F. W. Schmidt	+.1	.	.	1.1	.	.	.	.	.

ИЦА 1

ществ Carici elongatae—Alnetum

С *Carex acutiformis*												Постоянство		
10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	об-щее	вари-ант с *Calla palu-stris*	вари-ант с *Carex acuti-formis*
18	4	1	2	3	5	12	7	6	10	9	8			
100	50	70	70	90	100	30	80	80	60	60	60			
23	15	24	22	16	19	14	11	12	16	14	17			
85	75	90	90	85	80	70	80	65	80	85	75			
15	10	65	45	30	40	25	10	80	50	10	20			
75	35	55	60	70	80	65	75	50	70	75	85			
5	5	5	+	—	—	5	—	—	—	5	—			
+.1	.	.	.	.	1.1	.	+.1	.	+.1	.	.	II	III	II
.	.	1.2	1.2	.	.	.	.	—.1	1.2	.	.	I	—	II
.	.	.	.	1.1	.	.	.	.	.	.	.	II	IV	I
.	3.3	.	.	.	1.1	.	.	.	+.1	+.1	.	II	I	II
.	.	.	.	.	.	1.1	.	.	.	+.1	1.1	I	—	II
.	.	.	.	+.1	1.1	.	+.1	.	.	.	.	II	III	I
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	IV	—
.	.	.	.	+.1	2.4	.	1.2	4.4	.	.	.	I	—	II
.	1.2	1.1	1.2	.	.	.	.	.	.	.	.	I	I	II
.	.	2.1	.	.	2.4	.	.	.	1.2	.	.	I	I	II
.	.	.	1.2	.	.	2.2	.	.	2.2	.	.	III	IV	II
.	.	.	+.1	.	1.1	.	.	.	.	.	.	I	—	I
+.1	2.1	.	.	.	.	.	.	.	+.1	1.1	1.1	II	I	III
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2.2	II	IV	I
+.1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+.1	I	—	I
+.1	.	2.3	3.4	1.3	.	.	+.1	2.3	.	.	.	III	III	III
4.3	1.2	4.4	4.4	4.4	3.3	2.2	3.4	3.4	3.3	3.4	2.2	V	V	V
+.2	.	3.4	1.2	1.2	1.3	.	.	.	1.3	.	1.2	IV	IV	III
1.2	+.2	.	.	2.3	1.2	1.2	.	1.2	.	+.2	1.2	IV	IV	III
.	+.1	.	.	.	.	.	.	.	3.3	3.3	4.4	III	IV	II
2.3	+.1	2.3	1.3	2.3	3.3	3.3	3.3	2.3	1.3	1.3	1.3	IV	III	V
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	IV	—
+.1	.	1.1	1.1	.	.	.	.	.	.	.	.	II	III	II
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	III	—
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	V	—
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	III	—
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	III	—
.	.	2.4	.	1.2	1.1	.	1.2	.	.	.	.	I	—	II
.	.	1.2	+.1	.	1.2	+.2	.	.	2.3	1.2	1.2	II	I	III
+.1	+.1	.	.	.	1.1	.	.	1.1	.	+.1	.	II	—	III
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1.2	II	III	I
+.1	.	1.1	1.1	+.1	1.1	.	.	.	+.1	.	+.1	II	—	III
+.2	1.2	1.2	.	.	.	.	.	.	.	+.2	.	I	—	II
.	.	1.3	.	3.3	2.3	.	.	.	1.3	.	.	II	II	II
+.1	.	1.1	2.3	.	.	1.1	2.1	.	1.1	+.1	1.1	IV	V	IV
+.1	.	1.1	2.1	2.1	2.1	+.1	.	.	.	.	1.1	III	III	III
1.1	.	.	.	2.3	2.1	.	2.1	+.1	.	2.3	1.1	III	III	III
3.3	.	.	.	.	1.1	+.1	2.3	.	.	.	.	II	II	II
1.1	+.1	.	.	.	.	.	.	.	+.1	.	.	II	IV	I
+.1	.	1.1	+.1	1.1	.	1.	.	.	.	.	.	I	—	II
.	+.1	1.1	1.2	.	.	.	.	1.1	.	.	.	II	I	II

Варианты	C *Calla palustris*								
Scrophularia nodosa L.	.	.	.	.	1.1	1.1	.	.	+.1
Dryopteris carthusiana (Vill.) Fuchs	+.1	.	+.1	1.2	1.2	.	.	.	.
Trientalis europaea L.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Comarum palustre L.	+.1	.	.	+.1	.	.	.	.	.
Athyrium filix-femina (L). Roth	+.2	.	.	2.3	.	+.2	.	.	.
Lythrum salicaria L.	.	.	.	.	.	1.1	.	.	.
Lycopus europaeus L.	.	.	.	.	.	1.1	1.1	.	+.1
Galium mollugo L.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Stellaria media (L.) Vill.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Epilobium angustifolium L.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Myosotis palustris (L.) L. em Rchb.	.	+.1	.	.	.	.	.	.	.
Convallaria majalis L.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Carex nigra (L.) Reichard	.	.	.	.	.	.	.	.	+.1
E_0 *Brachythecium curtum* (Lindb.) Limpr.	+.2	.	.	.	1.3	.	.	1.3	.
Fissidens adiantoides Hedw.	.	.	.	.	.	1.3	1.3	.	.
Calliergonella cuspidata (Hedw.) Loeske	.	.	.	.	1.3	+.3	.	1.3	.
Climacium dendroides (Hedw.) Web. et Mohr	.	.	.	2.3	.	.	1.3	.	.
Mnium cuspidatum Hedw.	.	.	.	.	+.3	+.3	+.3	.	.

Примечание. В описаниях (номера указаны в скобках) растительных сообществ от (Mill.) Druce (2), *Cirsium helenoides* (L.) Hill (3), *Vicia cracca* L. (3), *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn *machium longifolium* (L.) Opiz (5), *Galeopsis tetrahit* L. (6), *Phalaris arundinacea* L. (8). *Epilobium ria* L. (16), *Agrostis stolonifera* L. (16), *Hypnum cupressiforme* Hedw. (1), *Brachythecium velutinum* (Wils.) Lindb. (2), *Heterophyllum haldanianum* (Grev.) Kindb. (2).

боким залеганием грунтовых вод. В целом местообитаний, подходящих для произрастания черноольховых лесов, больше на островах озер Приморской низменности и значительно меньше на островах озер возвышенностей.

Для описания структуры этих сообществ, а также для определения их места в классификационной системе выбраны 21 описание черноольховых лесов. Половину всех описаний (11) представляют острова озер Приморской низменности, это озера: Лиелайс Балтэзерс (*1—7*) и Усмас (*18—21*); 10 описаний — острова озер возвышенностей, зто озера: Циецерес (*8*, *17*), Эжэзерс (*9*, *10*), Цириша (*11*, *15*), Истрас (*12*), Пилдас (*13*, *14*) и Кала (*16*) (рис. 1).

Для каждой учетной площадки составлен список высших сосудистых растений и мхов. Кроме того, отобраны образцы корнеобитаемого слоя почвы. Глубина взятия образцов 2—7 см (в большинстве случаев в них представлен горизонт A_1). Определены следующие показатели: актуальная кислотность (pH)

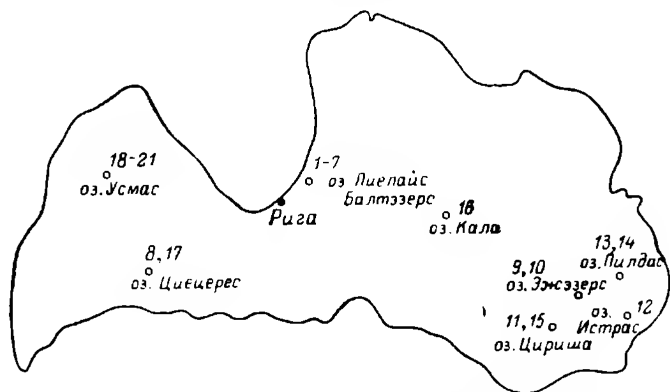


Рис. 1. Размещение площадок учета и их номера в черноольховых лесных сообществах озерных островов Латвии.

С *Carex acutiformis*												Постоянство		
+.1	.	1.1	.	.	.	.	1.1	.	.		.	II	II	II
.	.	.	1.2	.	.	.	.	2.2	.		.	II	II	I
.	.	.	+.1	.	1.1	.	.	1.1	.	.	.	I	—	II
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	—.1	1.1	I	II	I
.	+.2	.	.	.	.	.	.	.	2.2	.	.	I	II	I
1.1	.	.	.	.	.	+.1	.	.	.	.	.	I	I	I
1.1	.	.	.	+.1	.	.	.	.	.	.	.	I	II	I
.	1.3	+.1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	—	I
.	.	1.3	+.1	.	.	.	.	.	.	.	+.1	I	—	I
.	.	.	+.1	.	.	.	.	+.1	.	.	.	I	—	I
.	.	.	.	1.1	.	.	.	.	.	.	.	I	I	I
.	+.1	.	.	.	+.1	.	.	.	.	.	.	I	—	I
1.1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	—	I
.	+.2	+.2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	II	I
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1.3	.	I	II	I
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	II	—
+.1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	II	I
.	.	+.2	.	.	.	+.2	.	.	.		.	II	II	I

мечены еще и следующие виды: *Amelanchier spicata* (Lamk.) C. Koch (4), *Polygonatum odoratum* (4), *Ranunculus acris* L. (4), *Taraxacum officinale* Wigg. (4), *Poa pratensis* L. (4), *Pseudolysi-palustre* L. (13), *Pinus sylvestris* L. (6), *Sambucus racemosa* L. (6), *Carex cespitosa* L. (13), *C. vesica* (Hedw.) B. S. G. (12), *B. salebrosum* (Web. et Mohr) B. S. G. (13). *Plagiothecium succulentum*

в солевой вытяжке 1 н. KCl потенциометрически, гидролитическая кислотность и сумма обменных оснований по Каппену, гумус по Тюрину и общий азот по Къельдалю. На основе этих данных вычислена степень насыщенности и отношение C/N. Механический состав корнеобитаемого слоя почвы определен гранулометрическим методом.

Классификация растительных сообществ проведена по методу Браун-Бланке, анализ ассоциированности — по Д. Гудоллу, В. Уильямсу и Е. Лэмберту, а ординация — методом главных компонент. При ординации оценки обилия отдельных видов преобразованы в проценты и все данные нормированы по их максимальным значениям.

Сравнительный анализ видового состава черноольховых лесных сообществ озерных островов и приведенных в литературе материалов (Oberdorfer, 1957; Matuskiewiez e. a., 1958; Passarge, Hofmann, 1968) показывает, что островные черноольховые сообщества принадлежат к классу евросибирских черноольховых лесов и ассоциации субконтинентальных заболоченных лесов — Carici elongatae—Alnetum Koch 1926.

При дальнейшей сортировке описаний озерных островов разграничиваются два варианта этой ассоциации — с *Calla palustris* и с *Carex acutiformis*, различающиеся по флористическому составу (табл. 1) и по экологическим условиям (табл. 2).

Сообщества черноольховых лесов с *Calla palustris* приурочены в основном к впадинам в центральных частях островов (Морицоала, Толкас, Упуру, Пилдас), весной и осенью регулярно заливаемых водой. Поверхность этих неглубоких впадин отличается выраженным микрорельефом, который создают пристволные бугры ольхи черной. Растительность (особенно травяной и моховой покровы) имеет мозаичный характер, так как растительные группировки, образующиеся на кочках и в понижениях, заметно различаются.

Почвы в этих местообитаниях глубоко перегнойные и торфяные, с явными признаками оглеения.

ТАБЛИЦА 2

Физико-химические свойства корнеобитаемого слоя почвы черноольховых сообществ Carici elongatae—Alnetum

Признак	Варианты								
	С *Calla palustris*								
	Номера описаний								
	19	20	21	16	15	14	13	11	17
Актуальная кислотность pH_{KCl}	5.6	4.3	5.6	4.1	5.1	5.8	6.0	5.2	5.6
Гидролитическая кислотность, мг-экв/100 г	10.5	2.5	12.7	47.0	13.0	7.8	8.0	14.0	19.4
Сумма обменных оснований, мг-экв/100 г	26.3	1.7	45.4	27.2	47.2	40.2	40.0	46.3	25.8
Насыщенность, %	71	40	68	37	74	82	83	77	59
Органические вещества, %	45.3	1.2	54.0	40.2	65.5	79.1	82.1	67.7	54.5
Общий азот, %	1.43	0.04	1.72	1.14	1.96	2.21	2.29	1.94	1.67
Отношение *C*/*N*	21	20	21	24	24	25	24	23	24
Физическая глина, %	4.3	1.1	6.8	5.0	2.3	4.1	2.9	3.0	3.5

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Признак	Варианты											
	С *Carex acutiformis*											
	Номера описаний											
	18	4	1	2	3	5	12	7	6	10	9	8
Актуальная кислотность pH_{KCl}	4.1	5.4	5.6	4.9	5.5	5.5	5.5	5.1	2.9	6.0	5.1	5.7
Гидролитическая кислотность, мг-экв/100 г	31.8	2.1	25.6	43.8	12.3	14.4	31.2	2.5	87.3	6.1	6.0	18.4
Сумма обменных оснований, мг-экв/100 г	21.2	15.0	20.2	16.6	43.2	31.5	90.4	26.7	14.1	29.2	36.2	26.8
Насыщенность, %	37	88	44	33	78	69	74	91	14	83	86	59
Органические вещества, %	34.3	8.2	11.2	15.8	34.5	68.4	57.2	16.8	53.8	15.4	17.1	54.5
Общий азот, %	0.88	0.31	0.63	0.87	1.06	2.38	1.75	0.71	1.91	0.7	0.77	1.57
Отношение *C*/*N*	26	18	12	12	21	19	22	16	19	15	15	23
Физическая глина, %	6.2	5.7	5.1	8.1	19.3	2.6	5.3	9.8	5.2	4.3	2.6	3.0

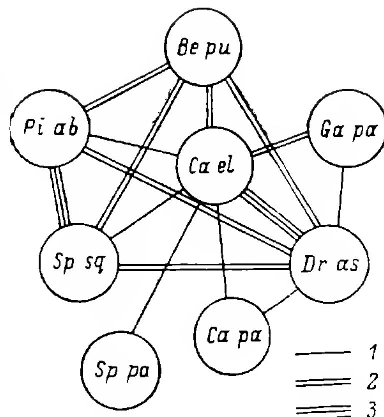
В древесном ярусе черноольшанников с *Calla palustris*, кроме ольхи черной, высоким постоянством отличаются также *Picea abies* (IV класс постоянства), *Betula pubescens* (IV), *Quercus robur* (III), *Fraxinus excelsior* (III). Среди кустарников самыми распространенными являются *Salix cinerea* (IV), *Ribes nigrum* (IV), часто встречаются *Salix myrsinifolia* (IV) и *Padus avium* (IV). Обилие всех древесных, кроме ольхи черной, в основном небольшое, но их постоянство в сообществах сравнительно высокое.

В травяном покрове, кроме *Carex elongata* и *Calamagrostis canescens* — характерных видов данной ассоциации, высокой встречаемостью отличаются *Dryopteris assimilis* (V) и *Lysimachia vulgaris* (V). Для мохового покрова характерны *Sphagnum squarrosum* (III) и *S. palustre* (III).

Большинство перечисленных видов черноольховых сообществ положительно сопряжено и образует плеяду с ядром из *Carex elongata* и *Dryopteris assimilis* (рис. 2). Очевидно, вариант этих сообществ с *Calla palustris* принадлежит к географически разнородным восточно-европейским (бореальным) черноольховым лесам (Bodeux, 1955; Passarge, 1956; Glavač, 1972) и их следует отнести к типу Carici elongatae—Alnetum boreale Pr. et Bodeux 1955. Описанный нами на озер-

Рис. 2. Экологическая группа растений черноольховых лесных сообществ.

Be pu — *Betula pubescens*, *Pi ab* — *Picea abies*, *Ga pa* — *Galium palustre*, *Ca el* — *Carex elongata*, *Dr as* — *Dryopteris assimilis*, *Ca pa* — *Calla palustris*, *Sp sq* — *Sphagnum squarrosum*, *Sp pa* — *S. palustre*. Положительные сопряженности: *1* — $p \geqslant 0.95$, *2* — $p \geqslant 0.99$, *3* — $p \geqslant 0.999$.



ных островах Латвии вариант с *Calla palustris* по флористическому составу и экологическим условиям очень близок к комбинации Sphagnetum squarroso-palustris Mickiewiez 1980, установленной для территории Польши при изучении моховых сообществ ассоциации Carici elongatae—Alnetum (Mickiewiez, 1980).

Таким образом, можно считать, что *Sphagnum squarrosum*, *S. palustre* и *Calla palustris* являются наиболее характерными видами при фитосоциологическом расчленении восточно-европейских черноольховых лесов. Сходные по видовому составу и экологическим условиям черноольховые лесные сообщества описаны также для других мест Восточно-Европейской равнины (Смирнова, 1928; Кац, 1936; Яковлев, 1946, 1973; Bušs, 1964, 1981; Юркевич, Гельтман, 1965; Юркевич и др., 1968; Дубовик, 1965; Strazdaite e. a., 1980).

Отличительными особенностями описанного нами варианта черноольховых сообществ с *Calla palustris* являются высокое постоянство и обилие *Dryopteris assimilis* и положительная сопряженность этого вида с группой характерных видов (*Sphagnum squarrosum*, *Carex elongata*, *Calla palustris* и др.) данной ассоциации. В описаниях подобных черноольховых сообществ, приведенных в литературе для других регионов, о таком высоком обилии этого вида нигде не упоминается.

Черноольховые сообщества с *Carex acutiformis* приурочены исключительно к прибрежной полосе островов. Неоднородность поверхности здесь обусловлена чередованием небольших прибрежных валов и неглубоких западин между ними. Элювиальный горизонт почвы сложен из различной степени разложившихся остатков тростника, осок и древесных растений. Мощность этого слоя сильно варьирует — от нескольких до 20—40 см, он обычно подстилается переотложенным слоем озерных песков.

В сложении древостоя основная роль принадлежит *Alnus glutinosa* (V класс постоянства). Из остальных видов деревьев встречаются *Betula pendula* (II), *B. pubescens* (I), *Quercus robur* (II), *Fraxinus excelsior* (I), *Tilia cordata* (II) и *Alnus incana* (II); *Picea abies* полностью отсутствует. В кустарниковом ярусе, кроме *Salix cinerea* (III), отмечены *S. myrsinifolia* (I), *Frangula alnus* (III), *Rhamnus cathartica* (I), *Rubus idaeus* (III), *R. nessensis* (II), *R. caesius* (II), *Padus avium* (II) и *Ribes nigrum* (III). Общее число древесных растений в черноольховых сообществах с *Carex acutiformis* значительно выше, чем в сообществах с *Calla palustris*, но их постоянство здесь ниже.

Разнороден по видовому составу и травяной покров. Наиболее обильны здесь *Calamagrostis canescens* (V), *Filipendula ulmaria* (III), *Scutellaria galericulata* (III), *Lysimachia vulgaris* (IV), *Carex acutiformis* (III), *Angelica sylvestris* (III), *A. archangelica* (II). Между этими видами не обнаружено положительной сопряженности, что свидетельствует о случайности их совместного произрастания. Кроме того, большинство этих видов встречается в других типах растительных сообществ. Так, *Carex acutiformis*, *Lycopus europaeus*, *Scutellaria galericulata*, *Phragmites australis* являются характерными для класса Phragmitetea, виды *Filipendula ulmaria*, *Lysimachia vulgaris* — для порядка Molinietalia. В варианте черноольховых лесов с *Carex acutiformis* не встречаются *C. elongata*, *Sphagnum squarrosum*, *S. palustre*, характерные для ассоциации Carici elongatae—Alnetum. Очевидно, вариант сообщества с *Carex acutiformis* по флористическому составу и экологическим условиям является переходным между типичным черноольховым сообществом и сообществом класса Phragmitetea.

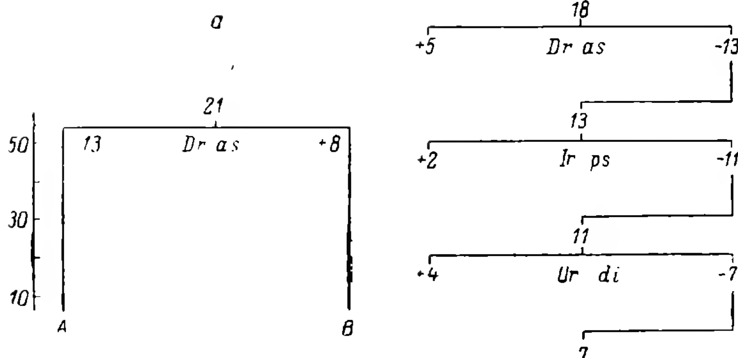


Рис. 3. Группы черноольховых сообществ, полученные анализом ассоциированности по Уильямсу—Лэмберту (*а*) и Гудоллу (*б*).

Для каждой стадии указано число площадок, на которых рассматриваемый вид присутствует (+) или отсутствует (—). *По оси ординат* — сумма хи-квадрат. *Ca cu* — *Calliergonella cuspidata*, *Ir ps* — *Iris pseudacorus*, *Ur di* — *Urtica dioica*, *Dr as* — *Dryopteris assimilis*.

Оба варианта черноольховых сообществ озерных островов Латвии хорошо разграничиваются на основе анализа ассоциированности и метода главных компонент.

При анализе ассоциированности методом Уильямса—Лэмберта разделяющим видом (сумма хи-квадрат — 51.34) является *Dryopteris assimilis*. По присутствию—отсутствию этого вида все описания подразделяются на два таксона (рис. 3, *а*).

Таксон A содержит 13 описаний (*1*, *2*, *3*, *4*, *5*, *6*, *7*, *8*, *9*, *10*, *12*, *17*, *18*) и соответствует варианту черноольховых сообществ с *Carex acutiformis*, а таксон B содержит 8 описаний (*11*, *13*, *14*, *15*, *16*, *19*, *20*, *21*) и соответствует варианту с *Calla palustris*. При учете только положительных сопряженностей (метод Гудолла) вся совокупность описаний подразделяется на 5 групп (рис. 3, *б*). При объединении их остаются две группы, по номерам описаний полностью идентичные таксонам A и B.

В общих чертах таксоны A и B, полученные методом ассоциированности, соответствуют вариантам ассоциации Carici elongatae—Alnetum. Исключением являются черноольховые сообщества прибрежной полосы о. Озолу на оз. Циецерес (описание *17*). При сортировке таблиц это описание отнесено к варианту сообщества с *Calla palustris*, а при анализе ассоциированности между видами, наоборот, это описание ближе к варианту с *Carex acutiformis*.

Анализ черноольховых сообществ методом главных компонент по признакам растительности и физико-химических свойств почв также подтверждает их неоднородность. В пространстве ординации разграничиваются описания сообществ с *Calla palustris* и *Carex acutiformis* (рис. 4). По оси U_1 (16 % дисперсии) наибольшие положительные значения нагрузок имеют *Sphagnum palustre* (0.320), *Thelypteris palustris* (0.272), *Carex elongata* (0.239), отрицательные — *Paris quadrifolia* (—0.279), *Angelica sylvestris* (—0.277), *Scutellaria galericulata* (—0.177). Первая группа видов (с положительными знаками) характерна для сообществ с *Calla palustris*, а вторая (с отрицательными) — с *Carex acutiformis*. Тем не менее метод главных компонент показывает, что между этими двумя вариантами наблюдается постепенный переход (континуум). В пространстве ординации совместно группируются описания *8*, *9*, *10*, *18* (вариант с *Carex acutiformis*) и *11*, *15* (вариант с *Calla palustris*). В последних двух описаниях (о. Упуру на оз. Цириша) встречаются все три характерных вида (табл. 1) варианта с *Calla palustris*, но их фитоценологичеокое значение (процент покрытия) незначительно, поэтому, очевидно, и отсутствует резкий переход между вариантами сообществ.

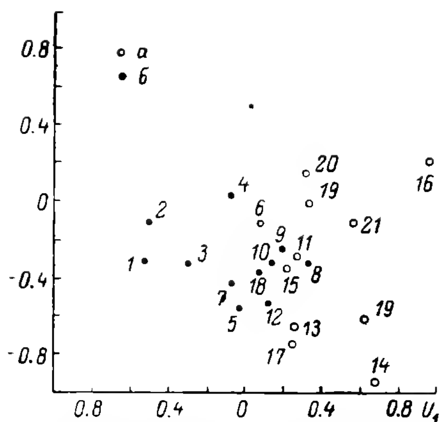


Рис. 4. Ординация черноольховых сообществ методом главных компонент по признакам растительности и физико-химическим свойствам корнеобитаемого слоя почвы.

Здесь и на рис. 5, *а* — с *Calla palustris*, *б* — с *Carex acutiformis*.

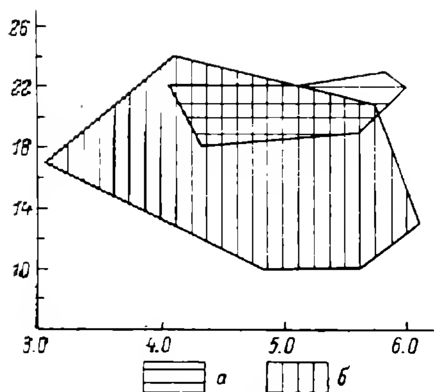


Рис. 5. Синэкологические координаты черноольховых лесных сообществ Carici elongatae—Alnetum.

По оси ординат — отношение *C/N*, *по оси абсцисс* — актуальная кислотность pH_{KCl}.

Среди признаков, характеризующих физико-химические свойства корнеобитаемого слоя почвы, наиболее информативным является содержание органического вещества, общего азота и отношение *C/N*. Оказалось, что для варианта черноольховых сообществ с *Calla palustris* отношение *C/N* колеблется в пределах от 20 до 25 (преобладающие значения 23—24), а для черноольховых сообществ с *Carex acutiformis C/N* изменяется в более широких пределах — от 12 до 26, но преобладающими являются значения от 15 до 16.

Таким образом, сообщества с *Carex acutiformis* могут произрастать на более разнородных почвах, чем сообщества с *Calla palustris* (амплитуда колебания экологических факторов почв более узкая). Такая закономерность четко прослеживается и при сравнении этих сообществ в синэкологических координатах (рис. 5), отражающих комбинации экологических факторов (Bakuzis, 1959). Для взаимного пространственного расположения лесных сообществ в двумерной системе координат мы избрали два важных экологических показателя — актуальная кислотность и соотношение *C/N*, наиболее полно отражающих биологическую активность гумуса корнеобитаемого слоя почв и в целом взаимосвязанность растительности и почв (Hofmann, 1968; Дюшофур, 1970; Ellenberg, 1974; Работнов, 1980, и др.). В синэкологических координатах занимаемое пространство варианта черноольшанников с *Carex acutiformis* значительно больше (соответственно выше варьирование и показателей актуальной кислотности и соотношения *C/N*), чем варианта с *Calla palustris* (меньше и варьирование этих признаков, особенно *C/N*). Следовательно, исходя из изменчивости экологических факторов можно предположить, что черноольховые сообщества с *Carex acutiformis* в большей степени динамичны, чем сообщества с *Calla palustris*.

Синтаксономическую принадлежность черноольховых сообществ озерных островов Латвии можно представить в следующем виде:

Класс: Alnetea glutinosae Br.-Bl. et Tüxen 1943

Порядок: Alnetalia glutinosae Vlieger 1937

Союз: Alnion glutinosae (Malcuit 1929) Meijer Drees 1936

Ассоциация: Carici elongatae—Alnetum Koch 1926

Варианты: с *Calla palustris*

с *Carex acutiformis*.

ЛИТЕРАТУРА

Дубовик Т. Т. Типы черноольховых лесов Беловежской пущи. — Ботаника. Исследования. Вып. 7. Минск, 1965, с. 110—118. — *Дюшофур Ф.* Основы почвоведения. М.: Прогресс, 1970. 591 с. — *Кац Н. Я.* Болота европейской части Союза ССР. 2. Водные и болот-

ные растительные ценозы и закономерности их структуры. — Бот. журн., 1936, т. 21, № 4, с. 431—472. — *Работнов Т. А.* Азот в наземных биогеоценозах. — В кн.: Структурно-функциональная организация биогеоценозов. М.: Наука, 1980, с. 69—90. — *Смирнова З. Н.* Лесные ассоциации северо-западной части Ленинградской области. — Тр. Петергоф. ест.-науч. ин-та, 1928, № 5, с. 119—263. — *Юркевич И. Д., Гельтман В. С.* География, типология и районирование лесной растительности Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1965. 286 с. — *Юркевич И. Д., Гельтман В. С., Ловчий Н. Ф.* Типы и ассоциации черноольховых лесов. Минск: Наука и техника, 1968. 374 с. — *Яковлев Ф. С.* Классификация и основные закономерности распространения ольшаников и дубняков в поймах рек Дона и Н. Волги. — Научн. зап. Воронеж. лесохоз. ин-та, 1946, т. 9, с. 40—55. — *Яковлев Ф. С.* Ольха черная в заповеднике «Кивач» и в смежных районах. — Тр. Гос. заповед. «Кивач», 1973, вып. 2, с. 23—31. — *Bakuzis E. V.* Structural organizations of forest ecosystems. — Proc. Minnesota Acad. Sci., 1959, vol. 107, p. 97—103. — *Bodeux A.* Alnetum glutinosae. — Mitt. Floristisch-soziol., Arbeitsgem., N. F., Bd 5. Stolzenau/Weser, 1955, S. 114—137. — *Braun-Blanquet J.* Pflanzensoziologie. 2. Aufl. Wien: Springer—Verlag, 1951. 681 S. — *Bušs K.* Latvijas PSR meža augšanas apstākļu un purvu tipu noteicējs. — Jaunākais Mežsaimniecībā, 1964, 6—7 laid., lpp. 72—93.— *Bušs K.* Meža tipoloģija un ekoloģija. Rīga: Zinātne, 1981. 65 lpp. — *Ellenberg H.* Zeigewerte der Gefässpflanzen Mitteleuropas. — Scripta Geobot., 1974, Bd 9. 97 S. — *Glavač V.* Über Höhenwuchsleistung und Wachstumsoptimum der Schwarzerle auf vergleichbaren Standorten in Nord-, Mittel, und Südeuropa. — Schriften. Forstl. Fak. Univ. Göttingen, 1972, Bd 45. 61 S. — *Hofmann G.* Über Beziehung zwischen Vegetationseinheit, Humusform, C/N-Verhältnis und pH-Wert des Oberbodens in Kiefernbeständen des nordostdeutschen Tiefland. — Arch. Forstw., 1968, Bd 17, S. 845—855. — *Matuskiewiez W., Traczyk H., Traczyk T.* Materialy do fitosocjologicznej systématyki zespotow olsowych w Polsce. — Acta Soc. Bot. Polon., 1958, vol. 27, N 1, p. 21—44. — *Mickiewiez J.* Mszaki w zespole Carici elongatae—Alnetum Koch 1926 w Polsce. — Monogr. Bot., 1980, vol. 61. 96 S. — *Oberdorfer E.* Süddeutsche Pflanzengesellschaften. — Pflanzensoziol., Bd 10. Jena, 1957. 564 S. — *Passarge H.* Wälder von Magdeburgerforth (NW—Kläming). — Wissenschaftl. Abhandl. Bd 18. Berlin, 1956. 112 S. — *Passarge H., Hofmann G.* Pflanzengesellschaften des nordostdeutschen Flachlandes. II. — Pflanzensoziol., Bd 16. Jena, 1968. 298 S. — *Strazdaite J., Jankevičiene G., Lazdauskaite Ž.* Žagares botaninio-zooloģinio draustinio augalija. — Kn. Žagares miškas. Vilnius: Mokslas, 1980, psl. 7—29.

Лаборатория охраны природы
Научно-производственного объединения
«Силава»,
пос. Саласпилс, Латвийская ССР.

Получено 1 X 1984.

УДК 582.34 (470.324) Бот. журн., т. 70, № 9

К. Ф. Хмелев, Н. Н. Попова

РЕДКИЕ ВИДЫ МОХООБРАЗНЫХ ВОРОНЕЖСКОЙ ОБЛАСТИ

K. F. KHMELJEV, N. N. POPOVA. RARE SPECIES OF BRYOPHYTES IN THE VORONEZH REGION

Приводятся сведения о редких видах листостебельных и печеночных мхов Воронежской обл., рассматривается их эколого-фитоценотическая и географическая приуроченность. Дается список участков с наиболее высокой концентрацией редких видов, затрагиваются вопросы их охраны.

В результате интенсивного вовлечения территории Воронежской обл. в цикл общественного производства распределение естественной растительности стало носить фрагментарный характер. Выявление участков, наиболее полно отражающих зональные типы растительности, а также редких и реликтовых видов и сообществ, придающих своеобразие данному флористическому району, становится актуальной задачей ботаников Центрального Черноземья. Для решения этой задачи необходима полная и критическая инвентаризация флоры, включающая и виды споровых растений, в том числе мохообразных.

Довольно контрастные природные условия Воронежской обл. (Среднерусская возвышенность и Окско-Донская равнина), ярко выраженные черты широтной зональности (лесостепная и степная зоны) определяют нахождения здесь весьма разнородных в географическом и экологическом плане видов.

В результате исследований (1981—1984 гг.) и учета литературных данных в составе бриофлоры Воронежской обл. выявлены 202 вида, среди них 17 — печеночники, 18 — сфагновые, 167 — лиственные мхи. Интересно отметить,

что 14 видов мохообразных ранее не указывались для Волжско-Донского, 29 — для Нижне-Донского. флористических районов.

В настоящей статье рассматриваются вопросы, касающиеся лишь редких и интересных видов. В эту группу включены виды, редко встречающиеся как на исследованной территории, так и на более обширных пространствах, виды, приуроченные к специфическим местообитаниям (болота, выходы песчаников, меловые обнажения); определенный интерес представляют таксоны своеобразной географической принадлежности, а также мохообразные, находящиеся близ южного предела ареала. В целях изучения экологических и фитоценотических характеристик редких мохообразных, перспектив их дальнейшего существования анализ бриофлоры проводили по основным растительным формациям и типам местообитаний.

Сосновые леса Воронежской обл. (Усманский и Хреновской боры) являются южным форпостом сосны обыкновенной в европейской части СССР. На оподзоленной обнаженной почве в Усманском бору обнаружена *Buxbaumia aphylla* Hedw. — вид, имеющий дизъюнктивный ареал в горных и равнинных частях Европы, Азии, Северной Америки и Новой Зеландии (Савич-Любицкая, Смирнова, 1970). Архаичные черты организации, изолированность в системе позволяют относить этот вид к третичным реликтам (Бойко, 1974). На глинистой почве в Хреновском бору собран *Trematodon ambiguus* (Hedw.) Hornsch. со спорогонами, спорадически встречающийся на территории СССР: в Киевской обл. (Бачурина, 1970), в Карелии (Волкова, 1978), в Ленинградской обл. (Вьюнова, 1980), а также в Ирландии, Польше, Японии и Северной Америке.

На почве с хорошо развитой подстилкой в сосняках черничниках отдельные фрагменты изредка образуют *Rhodobryum roseum* (Hedw.) Limpr. и вид горной экологии *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb. К основаниям стволов широколиственных деревьев, главным образом дуба, составляющего значительный процент в древостое лесостепных боров, приурочены бореальные виды *Brachythecium reflexum* (Starke) B. S. G., *Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske. Исключительно на гнилой древесине встречаются представители сем. *Dicranaceae* — *Orthodicranum flagellare* (Hedw.) Loeske, *Dicranum fragilifolium* Lindb., *Paraleucobryum longifolium* (Ehrh. ex Hedw.) Loeske. Некоторые из них в других регионах являются эпилитами. Особенное флористическое разнообразие этого семейства наблюдается в южном варианте лесостепных боров —Хреновском бору, где проходит южная граница равнинного размещения этих, а также целого ряда других бореальных видов. Интересно отметить, что здесь образуют спорогоны даже те виды, для которых спороношение указывается очень редко, например *Orthodicranum montanum* (Hedw.) Loeske. В ольховых ценозах Усманского бора на обнаженной оглеенной почве собран редкий представитель этого семейства *Pseudoephemerum nitidum* (Hedw.) C. Jens. — неморальный вид со среднеевропейско-средиземноморским типом ареала. Как характерную особенность лесостепных боров нужно подчеркнуть крайне незначительную ценотическую роль в них *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G., *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not, полное отсутствие *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst.

Наибольшее число видов бореального элемента в лесостепи сосредоточено на болотах, так как с южной границей размещения сфагновых болот совпадает граница ареалов всех облигатных гелофитов. В березово-сфагновых, осоково-сфагновых, пушициево-сфагновых формациях мезотрофных болот (1 % площади всех болот) доминируют *Sphagnum teres* (Schimp.) Ångstr., *S. fallax* (Klinggr.) Klinggr., *S. centrale* C. Jens., *S. squarrosum* Crome. В наиболее зрелых частях болот — клюквенно-сфагновых ценозах — ведущую роль играет *S. magellanicum* Brid., к более обводненным местам тяготеет *S. balticum* (Russ.) C. Jens. На самых южных лесостепных сфагновых болотах Хреновского бора зафиксирована высокая видовая насыщенность сфагновых мхов различной экологии — от эвтрофных и мезотрофных *S. palustre* L., *S. platyphyllum* (Braithw.) Warnst., *S. fimbriatum* Wils. до мезоолиготрофных *S. balticum*, *S. magellanicum*.

Среди сфагнового ковра рассеяны мхи *Calliergon stramineum* (Brid.) Kindb., *Drepanocladus vernicosus* (Lindb.) Warnst., *Helodium blandowii* (Web. et Mohr) Warnst. На болотах Малый Ильменек, Безымянное (Новохоперский р-н)

субарктический *Helodium blandowii* обильно образует спорогоны. Появление аркто-бореальных и субарктических видов на болотах лесостепи следует относить к недавнему времени, так как начало образования большинства болот этой зоны связывают с атлантическим периодом (Хмелев, 1979).

На обнаженном торфе старых торфоразработок в избыточно увлажненных условиях зарегистрирован редкий неморальный европейско-американский вид *Fossombronia foveolata* (Lindb.) De Not, а также не частый в Центральном Черноземье вид *Sphagnum nemoreum* Scop. (Воронежский заповедник). На заболоченном осоковом лугу вдоль небольшого ручья в Усманском бору значительное обилие имеют *Philonotis caespitosa* Wils., *Bryum pallens* Sw. В окраинной части Субботинских болот (Хреновской бор) найден *Bryum elegans* Nees, более характерный для каменистых местообитаний (Савич-Любицкая, Смирнова, 1970). На глинистой засоленной почве берега оз. Чигонак (Поворинский р-н) собраны *Mniobryum wahlenbergii* (Web. et Mohr) Jenn., *Physcomitrium pyriforme* (Hedw.) Brid. и *Ph. arenicola* Lazar. — восточно-европейский вид, рассеянно встречающийся на территории европейской части СССР: на Украине (Гаевая, 1972; Бачурина, Бойко, 1976; Бойко, 1978), в Саратовской (Черепанова, 1971) и Горьковской (Воробьев, 1980) областях. В Воронежской обл. имеется еще одно местонахождение этого вида у с. Борщево Панинского р-на на кочках деградированного луга с *Drepanocladus sendtneri* (Schimp.) Warnst., *Brachythecium mildeanum* (Schimp.) Milde, а также в песчаных выемках правого склона долины р. Битюг. Всюду этот вид обильно спороносит.

Особого внимания заслуживает своеобразный алкалитрофный комплекс видов, который сложился на осушенном эвтрофном болоте в пойме р. Девицы (Нижнедевицкий р-н). В него входят аркто-монтанные *Pottia heimii* (Hedw.) Fuernr., *Amblystegium compactum* (C. Muell.) Aust., а также *Barbula tophacea* (Brid.) Mitt., *Bryum turbinatum* (Hedw.) Turn., *Campylium polygamum* (B. S. G.) C. Jens. По своему составу он напоминает обедненный реликтовый комплекс, обнаруженный А. С. Лазаренко (1951) на гранитных скалах долины р. Тясмин. При сравнении экологии местопроизрастаний *Pottia heimii* и *Amblystegium compactum* весьма заметна приуроченность их как к горным, так и приморским районам (Аболинь, 1968; Любарская, 1968; Абрамова, Волкова, 1974). Как отмечает Лазаренко (1951), в генезисе своеобразной экологии и географии этих видов важную роль сыграло четвертичное оледенение. Нахождения этих видов в равнинных частях Европы на карбонатных болотах (Воронежская, Черкасская, Полтавская, Новгородская области, Латвия) показывает пути следования их за отступающим ледником. В Воронежской обл. *Pottia heimii* обнаружен также на берегу пруда в урочище Свинарка Воробьевского р-на в обильно спороносящем состоянии. Надо заметить, что признак, характерный для этого вида — остающаяся на колоике крышечка, в данном случае не выражен. Сравнение образцов этого вида в Гербарии Института ботаники АН УССР (сборы Лазаренко) показало непостоянство этого признака.

Дубравы занимают свыше 50 % площади среди естественной лесной растительности лесостепной и степной зон. В них зафиксировано наибольшее количество видов мохообразных — 114. Высокое флористическое разнообразие бриофлоры дубрав объясняется максимумом возможных экотопов с различными экологическими режимами. В крупных старовозрастных массивах (Шипов и Теллермановский леса) единично представлены бореальные виды *Tetraphis pellucida* Hedw., *Dicranum scoparium* Hedw., *Orthodicranum montanum* Hedw., *Anisothecium schreberianum* (Hedw.) Dix., *Rhytidiadelphus triquetrus.* Из числа редких неморальных видов можно назвать *Mnium marginatum* (With.) P. B., *Physcomitrella patens* (Hedw.) B. S. G. (обнаженная почва), *Haplocladium microphyllum* (Hedw.) Broth. (гнилая древесина), *Neckera pennata* Hedw. (нижняя часть ствола дуба), *Pellia endiviifolia* (Dicks) Dum. (карбонатная почва). Вид *Haplocladium microphyllum* впервые указывается для лесостепи. Теллермановский лес является, по-видимому, крайней южной точкой в равнинном размещении этого вида, имеющего в СССР дизъюнктивный ареал (Абрамова, Абрамов, 1978).

Одной из самых интересных бриологических находок можно считать *Bryum erythrocarpum* Schwegr. Он собран с выводковыми телами на почве в байрачной

дубраве (урочище Дремовое Подгоренского р-на) и на опушке нагорной дубравы на меловом правобережье р. Дон (Дивногорье). Вопросы систематики этого вида еще окончательно не решены, что осложняет представление об его ареале и географической принадлежности. По данным Л. И. Савич-Любицкой и З. Н. Смирновой (1970) и А. А. Аболинь (1968), на территории СССР он известен из северо-западных районов. М. Ф. Бойко (Бачурина, Бойко, 1978; Бойко, 1978) опубликовала материалы о нахождении *B. erythrocarpum* в лесостепной части Украины. Сведения об этом виде из Воронежской обл. существенно дополняют его экологическую и ареалогическую характеристику.

Для относительно бедных и малоспецифичных в видовом отношении пойменных дубрав следует упомянуть только редкий неморальный вид *Myrinia pulvinata* (Wahlenb.) Schimp. (сухой ствол дуба в Хоперском заповеднике).

Наиболее своеобразной и богатой редкими видами является группа эпилитных мхов. На приуроченность интересных находок к каменистым обнажениям не раз обращали внимание бриологи. На территории Среднего Дона обнажения коренных пород немногочисленны и представлены мелами и выходами песчаников по днищам оврагов. В обрастании песчаниковых глыб принимают участие *Brachythecium populeum* (Hedw.) B. S. G., *Homomallium incurvatum* (Brid.) Loeske, *Fissidens pusillus* (Wils.) Milde, европейско-средиземноморсние *Rhynchostegium murale* B. S. G., *Isopterygium depressum* (Bruch) Mitt. На слое мелкозема обильно развивается *Conocephalum conicum* (L.) Dum., весьма редкий в лесостепной зоне. На сухих освещенных поверхностях камней небольшие подушечки образуют *Grimmia laevigata* Brid. и аркто-альпийский вид *G. ovalis* (Hedw.) Lindb. со спорогонами. Перечисленные виды являются в Воронежской обл. облигатными эпилитами.

Березовые леса Среднего Дона довольно сильно различаются по своей экологии и происхождению. Во вторичных березняках, приуроченных к заболоченным понижениям и болотам, встречаются бореальные виды — факультативные гелофиты. На гнилой древесине обнаружен редкий в лесостепной зоне *Herzogiella seligeri* (Brid.) Iwats. на южной границе равнинной части ареала (Богдановский лес в Новохоперском р-не). Нагорные березняки на меловых правобережьях Дона и его притоков являются первичными и наиболее древними растительными сообществами. Целый ряд видов оказался специфичным для этих ценозов. Это в большинстве своем кальцефиты *Homalothecium sericeum* (Hedw.) B. S. G., *Camptothecium lutescens* (Hedw.) B. S. G., *Brachythecium campestre* (Bruch) B. S. G., *B. glareosum* (Bruch) B. S. G., *Campylium chrysophyllum* (Brid.) J. Lange, *Encalypta streptocarpa* Hedw., *Tortula mucronifolia* Schwaegr.

Очень близки в экологическом и генетическом планах нагорным березнякам меловые боры, вопрос о возрасте которых еще не решен окончательно. В составе флоры присутствуют реликты как ледниковых и межледниковых периодов, так и мигранты более позднего времени. Этим объясняются почти равные соотношения бореальных, аркто-альпийских, аридных, неморальных и космополитных видов.

В пределах восточных отрогов Среднерусской возвышенности значительные площади по склонам речных долин и балок занимают меловые обнажения. Специфические микроклиматические и почвенные условия меловых субстратов в сочетании с геологическим прошлым территории Среднего Дона привели к формированию здесь своеобразных растительных группировок с особым бриофлористическим составом. В так называемых сниженноальпийских реликтовых ценозах (проломниковые, низкоосоковые степи) спорадически присутствует редкий аркто-альпийский вид *Hypnum vaucheri* Lesq. Постоянным доминантом мохового покрова этих группировок является *Abietinella abietina* (Hedw.) Fleisch.

Для Донского Белогорья, расположенного в степной полосе, характерен набор более ксерофильных сообществ: тимьянников, иссопников, полынников. Спутниками этих фитоценозов можно считать аридные *Encalypta vulgaris* Hedw., *Hymenostomum tortile* (Schwaegr.) B. S. G., *Astomum crispum* (Hedw.) Hampe. Довольно редко в степных сообществах встречается эфемерная синузия *Pottia bryoides* (Dicks) Mitt. (урочище Майдан Репьевского р-на). На плотных меловых скалах эпилиты представлены немногими видами. Наиболее типичны обильно спороносящий вид *Seligeria calcarea* (Hedw.) B. S. G., на затененных отвесных стен-

ках — *Anisothecium varium* (Hedw.) Mitt., *Tortula obtusifolia* Schwaegr., *T. mucronifolia*, *Lejocolea badensis* (Gott.) Joerg., на освещенных поверхностях развивается *Pterygoneurum subsessile* (Brid.) Jur. Гораздо реже в Воронежской обл. встречается *Seligeria pusilla* (Hedw.) B. S. G. (со спорогонами), участвующий в обрастании небольших кусков мела в глубоких оврагах. В статье, посвященной распространению сем. *Seligeriaceae* на Украине, К. О. Улычна (Улична, 1978) отмечает, что особенноств размещения этого древнего семейства связаны с историческими факторами; широкие дизъюнкции между европейскими, североамериканскими и восточно-азиатскими частями ареалов являются реликтовыми. При установлении генезиса ареалов этих видов нельзя оставлять без внимания и строгую приуроченность их к карбонатным породам.

Бриофлора Воронежской обл., испытывающая сильнейшее антропогенное воздействие, и ныне характеризуется достаточно высоким богатством и своеобразием. Ряд интересных бриологических находок существенно расширяет представления о географическом размещении и экологической природе некоторых видов. Нахождение в современной бриофлоре субарктических, аркто-альпийских, бореальных, неморальных (особенно европейско-средиземноморских) аридных видов, а также видов горной экологии свидетельствует об определенных этапах в развитии растительного покрова, о путях и времени миграции флоры Центрального Черноземья.

Не менее актуальной, чем охрана редких сосудистых растений, становится проблема охраны споровых компонентов растительности, и в частности мохообразных. Как подчеркивает Р. Н. Шляков (1977: 49), «мохообразные имеют особенности, которые, с одной стороны, снижают опасность их уничтожения (малые размеры, отсутствие практического использования, непоедаемость животными), а с другой — затрудняют их охрану». Видовая охрана редких и исчезающих мохообразных должна осуществляться только путем сохранения целых экосистем и их комплексов, в которых они существуют (Мельничук, 1966; Улична, Партика, 1972; Бойко, 1976; Шляков, 1977; Шляков, Константинова, 1982).

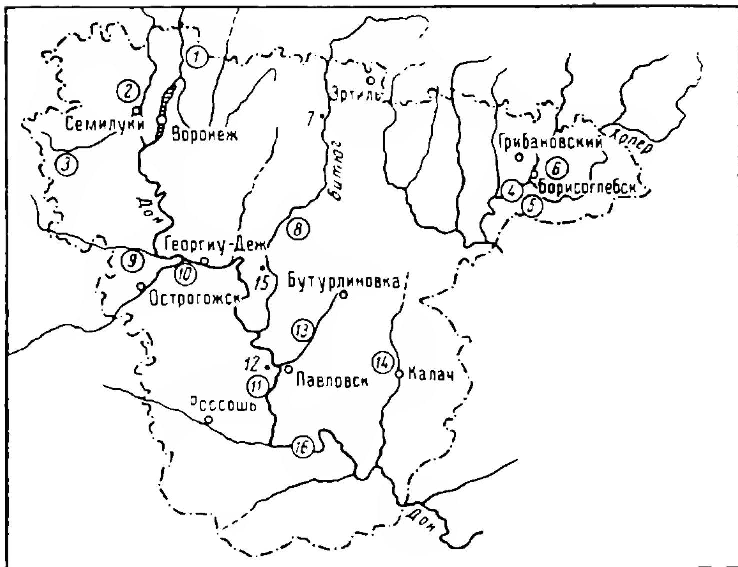
В процессе бриологического обследования Воронежской обл. выявлены наиболее интересные участки с высоким уровнем бриофлористического богатства, являющиеся также средоточием и редких цветковых растений. Часть из них находится в состоянии заповедного режима: Воронежский и Хоперский заповедники, памятники природы — урочища Сосны, Мордва, Дивногорье. Учитывая значительную научную ценность выделенных участков, их роль в сохранении генофонда и ценофонда Центральной Черноземной области, целесообразно перевести существующие памятники природы в ранг ботанических заказников, присоединить комплекс сфагновых болот надпойменной террасы р. Хопер к территории Хоперского заповедника, а также организовать ряд новых заказников. Ниже приводится список этих участков с указанием наиболее редких и интересных видов и общего количества мохообразных (см. рисунок).

1. Воронежский заповедник — Усманский бор. *Riccia cavernosa* (квартал 228), *Fossombronia foveolata* (кв. 404), *Sphagnum nemoreum* (кв. 404), *Buxbaumia aphylla* (кв. 417), *Orthodicranum flagellare* (кв. 178, 419, 487), *Paraleucobryum longifolium* (кв. 490), *Pseudoephemerum nitidum* (кв. 292), *Leucobryum glaucum* (кв. 532, 539), *Tortula obtusifolia* (кв. 508), *Rhodobryum roseum* (кв. 527), *Bryum creberrimum* (кв. 510), *B. pallens* (кв. 504, 518), *Philonotis caespitosa* (кв. 509, 518), *Helodium blandowii* (кв. 526, болото Маклок), *Brachythecium reflexum* (кв. 379, 381), *Calliergon stramineum* (болото Маклок), *Rhytidium rugosum* (кв. 507). Всего 112 видов.

2. Урочище Чернышова гора, с. Губарево, Семилукский р-н. Нагорная дубрава с выходами девонских известняков и песчаников. *Conocephalum conicum*, *Fissidens pusillus*, *Barbula tophacea*, *Schistidium apocarpum*, *Mnium marginatum*, *Isopterygium depressum*. Всего 46 видов.

3. Осушенное карбонатное болото в пойме р. Девицы, с. Ротаево, Нижнедевицкий р-н. *Barbula tophacea*, *Pottia heimii*, *Bryum turbinatum*, *Physcomitrium eurystomum*, *Amblystegium compactum*, *Campylium polygamum*. Всего 20 видов.

4. Хоперский заповедник. *Ricciocarpus natans* (озера Орехово, Шилово), *Barbilophozia barbata* (кв. 13), *Myrinia pulvinata* (урочище Долгие паи), *Ptilium*



Распределение редких мохообразных в Воронежской области.

Цифрами в кружке обозначены комплексы видов, *цифрами с точкой* — единичные местонахождения.

crista-castrensis (кв. 1), *Rhytidiadelphus triquetrus* (Калиновский кордон), *Haplocladium microphyllum* (кв. 73 Пригородного лесничества Теллермановского лесхоза), *Brachythecium reflexum* (кв. 141). Всего 87 видов.

5. Комплекс болот надпойменной террасы р. Хопер—Безымянное (с окружающим Богдановским лесом), Малый Ильменек, Дерюжкино. *Sphagnum balticum*, *S. magellanicum*, *S. russowii*, *Helodium blandowii*, *Drepanocladus vernicosus*, *D. sendtneri*, *Campylium radicale*, *Calliergon stramineum*, *Herzogiella seligeri*. Всего 45 видов.

6. Оз. Чигонак, Поворинский р-н. *Physcomitrium arenicola*, *Mniobryum wahlenbergii*, *Bryum turbinatum*.

7. Деградированный засоленный луг в пойме р. Битюг, с. Борщево, Панинский р-н. *Physcomitrium arenicola*, *Drepanocladus sendtneri*, *Bryum turbinatum*.

8. Хреновской бор, Бобровский р-н. *Sphagnum palustre* (Субботинские болота), *S. magellanicum*, *S. balticum*, *S. majus*, *S. platyphyllum*, *S. fimbriatum* (болото Моховое), *Dicranum fragilifolium* (кв. 124), *Trematodon ambiguus* (кв. 122), *Orthodicranum flagellare* (кв. 124), *Leucobryum glaucum* (кв. 137), *Bryum elegans* (кв. 130), *Calliergon stramineum* (кв. 305). Всего 91 вид.

9. Урочище Мордва на правобережье р. Потудань, с. Ездочное, Острогожский р-н. Нагорные дубравы, меловой бор, проломниковые степи. *Pellia endiviifolia*, *Porella platyphylla*, *Seligeria calcarea*, *S. pusilla*, *Encalypta streptocarpa*, *Tortula mucronifolia*, *Bryoerytrophyllum recurvirostre*, *Plagiomnium rostratum*, *Rhodobryum roseum*, *Thuidium recognitum*, *Hypnum vaucheri*, *Rhytidiadelphus triquetrus*. Всего 44 вида.

10. Урочище Дивногорье, правобережье р. Дон, Лискинский р-н. Проломниковые и низкоосоковые степи, меловые обнажения. *Lejocolea badensis*, *Seligeria calcarea*, *Tortula mucronifolia*, *T. obtusifolia*, *Bryum erythrocarpum*, *B. funckii*, *Hypnum vaucheri*. Всего 35 видов.

11. Меловые обнажения у с. Белогорье, Подгоренский р-н. *Seligeria calcarea*, *Tortula mucronifolia*, *T. obtusifolia*, *Trichostomum crispulum*. Всего 30 видов.

12. Урочище Дремовое, с. Сиротовка, Подгоренский р-н. Байрачная дубрава. *Bryum erythrocarpum*, *Astomum crispum*, *Plagiomnium medium*. Урочище Сосны, с. Нижний Карабут, Подгоренский р-н. Остатки мелового бора. *Encaypta streptocarpa*, *Seligeria calcarea*.

13. Шипов лес. Нагорная дубрава на правобережье р. Осередь, Павловский и Бутурлиновский районы. *Physcomitrella patens* (кв. 25, 94), *Bryum inclinatum* (кв. 29), *Plagiomnium rostratum* (кв. 22, 85), *Brachythecium populeum* (кв. 70), *Neckera pennata* (кв. 58), *Rhytidiadelphus triquetrus* (кв. 129). Всего 65 видов.

14. Урочище Свинарка, с. Рудня, Воробьевский р-н. *Pottia heimii*. Урочище Отрог, байрачная дубрава с выходами песчаников. *Fissidens pusillus*, *Rhynchostegium murale*. Всего 40 видов.

15. Нагорная дубрава на правобережье р. Битюг, с. Пчелиновка, Павловский р-н. *Seligeria pusilla*.

16. Урочище Орехово, с. Дерезовка, Верхнемамонский р-н. Нагорные дубравы, березняки, полынники, иссопники, тимьянники. *Seligeria calcarea*, *Encalypta streptocarpa*, *Schistidium apocarpum*, *Grimmia ovalis*, *G. laevigata*, *Tortula mucronifolia*, *Barbula tophacea*, *Trichostomum crispulum*, *Astomum crispum*, *Bryoerythrophyllum recurvirostre*, *Bryum cirratum*, *Camptothecium lutescens*, *Homalothecium sericeum*, *Isopterygium depressum*, *Homomallium incurvatum*.

ЛИТЕРАТУРА

Аболинь А. А. Листостебельные мхи Латвийской ССР. Рига: Зинатне, 1968. 329 с. — *Абрамова А. Л.*, *Волкова Л. А.* *Amblystegium compactum* (C. Muell.) Br. et Sch. и *Eurhynchium striatulum* (*Spruce*) Br. et Sch. в Карелии. — Нов. сист. низш. раст., 1974, с. 320—327.— *Абрамова А. Л.*, *Абрамов И. И.* О видах семейства *Thuidiaceae* в СССР. — Нов. сист. низш. раст., 1978, с. 208—211. — *Бачурина Г. Ф.* Нові та рідкісни для флори України види мохів з Полісся УРСР. — Укр. бот. журн., 1970, т. 27, № 3, с. 373—377. — *Бачурина А. Ф.*, *Бойко М. Ф.* Дополнения к характеристике мха *Physcomitrium arenicola* Lazar. — Нов. сист. высш. и низш. раст. (Киев), 1976, с. 208—211. — *Бачурина Г. Ф.*, *Бойко М. Ф.* Мохоподібні залісенних ділянок Чорноморського заповідника АН УРСР. — Укр. бот. журн., 1978, т. 35, № 2, с. 149—153. — *Бойко М. Ф.* До поширення моху *Buxbaumia aphylla* Hedw. на Україні. — Укр. бот. журн., 1974, т. 30, № 4, с. 477—480. — *Бойко М. Ф.* Редкие виды мохообразных Левобережного Полесья УССР и вопросы их охраны. — В кн.: Актуальные вопросы современной ботаники. Киев: Наук. думка, 1976, с. 42—47. — *Бойко М. Ф.* Моховий покрив фітоценозів заповідного Хомутовського степу. — Укр. бот. журн., 1978, т. 35, № 4, с. 390—395. — *Волкова Л. А.* К бриофлоре Пудожского района Карелии. — Нов. сист. низш. раст., 1978, с. 247—252. — *Воробьев Ю. М.* Новые материалы к флоре мхов правобережной части Горьковской области. — В кн.: Биологические основы повышения продуктивности и охраны растительных сообществ Поволжья. Горький, 1980, с. 101—106. — *Вьюнова Г. В.* Материалы к изучению бриофлоры Ленинградской области. — Нов. сист. низш. раст., 1980, с. 216—220. — *Гаевая Н. В.* Мохообразные Днепропетровской области.: Автореф. дисс. . . . канд. биол. наук. Днепропетровск, 1972. 20 с. — *Лазаренко А. С.* Мохова рослинность вогких гранітних скель р. Тясмина. — Наук. зап. Львівськ. наук.-природ. муз. АН УРСР, 1951, т. 1, с. 40—49. — *Любарская Л. Б.* О новом для бриофлоры Кавказа виде *Desmatodon heimii* (Hedw.) Lazar. — ДАН АзССР, 1968, т. 24, № 9, с. 66—68. — *Мельничук В. М.* Про охорону місцеростань деяких видів листяних мохів у західних областях України. — В кн. Охорона природи у західних областях України. Львів, 1966, с. 35—39. — *Савич-Любицкая Л. И.*, *Смирнова З. Н.* Определитель листостебельных мхов СССР. Верхоплодные мхи. М.; Л.: Наука, 1970. 824 с. — *Улична К. О.* Поширення представників родини *Seligeriaceae* (Musci) на заході УРСР. — Укр. бот. журн., 1978, т. 35, № 3, с. 265—269. — *Улична К. О.*, *Партика Л. Я.* Рідкісні види бріофлори України. — Укр. бот. журн., 1972, т. 29, № 5, с. 581—585. — *Хмелев К. Ф.* История развития растительного покрова Центрального Черноземья в голоцене. — Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, 1979, № 1, с. 57—66. — *Черепанова Л. А.* Листостебельные мхи Саратовской области. — Бот. журн., 1971, т. 56, № 12, с. 1827—1836. — *Шляков Р. Н.* Редкие виды мохообразных некоторых районов Севера СССР. — В кн.: Охрана ботанических объектов на Крайнем Севере. Апатиты: Кн. изд-во, 1977, с. 49—61. — *Шляков Р. Н.*, *Константинова Н. А.* Конспект флоры мохообразных Мурманской области. Апатиты: Кн. изд-во, 1982. 226 с.

Воронежский государственный университет.

Получено 10 IV 1984

УДК 581.48 : 582.542.1 (234.421.1) (477)

И. В. Вайнагий

ВСХОЖЕСТЬ И ЭНЕРГИЯ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН *NARDUS STRICTA* (*POACEAE*) ИЗ УКРАИНСКИХ КАРПАТ

I. V. VAINAGY. GERMINABILITY AND SPROUTING ENERGY OF SEEDS IN *NARDUS STRICTA* (*POACEAE*) FROM THE UKRAINIAN CARPATHIANS

Исследованы всхожесть и энергия прорастания семян *Nardus stricta* в лабораторных условиях под влиянием некоторых факторов (совместного воздействия температуры и света в различных сочетаниях, холодной стратификации, водных вытяжек из почвы, послеукосных остатков и отдельных частей растений) и определена динамика всхожести. Свежесобранные семена обладают длительным периодом покоя, который может быть снят холодной стратификацией. Свет при некоторых температурах увеличивает энергию прорастания. Вытяжки из почвы, послеукосных остатков и отдельных частей растений действуют на всхожесть семян неодинаково.

Всхожесть и энергию прорастания семян *Nardus stricta* L. из разных частей ареала изучали многие исследователи (Coulon, 1923; Söyrinki, 1938; Овеснов, 1964), в том числе и из Украинских Карпат (Малиновский, 1957; Малиновський, 1959; Бережной, 1959; Вайнагій, 1963; Жиляев, Климишин, 1979, и др.). Несмотря на это, многие вопросы, касающиеся биологических свойств семян, до сих пор не освещены, что затрудняет разработку эффективных мер борьбы с этим широко распространенным, но крайне нежелательным на сенокосах и пастбищах видом.

Материал и методика

В работе приведены материалы многолетних исследований всхожести, энергии прорастания и длительности жизни семян *N. stricta* из разных пунктов Украинских Карпат.

Лабораторную всхожесть определяли на семенах из трех высотных поясов северного макросклона наивысшего горного массива Украинских Карпат — Черногоры: лесного — около 900, субальпийского — 1400 и альпийского — 1700 м над ур. м., а также с предгорий Карпат (окрестности г. Тячева Закарпатской обл., около 200 м над ур. м.). Свежесобранные и полноценные на вид семена высевали в чашки Петри на влажную фильтровальную бумагу по 400 штук в каждую и выдерживали при комнатной температуре до полного прорастания. Фильтровальную бумагу увлажняли водопроводной или родниковой водой и в случае заселения плесневыми грибами заменяли свежей (Вайнагій, 1960; Вайнагий, 1965).

Динамику всхожести и длительность жизни семян изучали на материале из двух пунктов: из окрестностей с. Шепот Выжницкого р-на Черновицкой обл. (Буковинские Карпаты, высота около 700 м) и окрестностей г. Тячева. Собранные семена разделяли на 80—100 проб по 100 штук в каждой, которые хранили в бумажных пакетах в лаборатории. В начале последнего месяца каждого квартала одну из этих проб высевали на фильтровальную бумагу, разложенную на стеклянные пластинки в специальных ванночках-растильнях из оцинкованной жести, которые наполняли водопроводной водой. Суммарное количество проросших, физически здоровых непроросших и загнивших семян регистрировали через 30 дней проращивания. Опыт длился 7 и 9 лет (Вайнагій, 1971; Вайнагий, 1975).

У семян из окрестностей с. Шепот изучали также одновременное действие температуры и света на их всхожесть и энергию прорастания. Собранные в августе семена хранили в бумажных пакетах до февраля следующего года, когда в чашки Петри на влажную фильтровальную бумагу их помещали по 200 штук в каждую и проращивали при разных режимах температуры и освещения на протяжении 26 дней. Освещение осуществляли лампой накаливания в 100 Вт на расстоянии 80—100 см от поверхности чашек Петри. После этого проросшие семена переносили в лабораторные условия, где проращивание длилось еще 20 дней (Вайнагій, 1972; Вайнагий, 1973).

Влияние на всхожесть и энергию прорастания холодной стратификации изучали путем выдерживания чашек Петри с семенами в холодильной камере при температуре 1—3 °С на протяжении 2—60 дней с последующим проращиванием при комнатной температуре в течение 30 дней (Вайнагий, 1974).

Было изучено также влияние на всхожесть и энергию прорастания семян этого вида вытяжек из почвы, послеукосных остатков и отдельных частей четырех видов растений, взятых в конце сентября из сообщества, относящегося к ассоциации Nardeto—Festucetum rubrae: *Festuca rubra* L. (цветочные чешуи, трава, корни), *Nardus stricta* (листья, влагалища, корни), *Trifolium pannonicum* Jacq. (околоцветники, стебли с листьями, корни) и *Arnica montana* L. (околоцветники, листья, корневища с корнями). Вытяжками, приготовленными на дистиллированной воде в соотношениях 1 : 10 и 1 : 20 (Перцева, 1968), увлажняли фильтровальную бумагу в чашках Петри, на которую высевали семена. Дальнейшее поддержание влажности в чашках Петри проводили дистиллированной водой. Проращивание длилось 60 дней.

Результаты опытов

Семена *Nardus stricta* в лабораторных условиях прорастают неравномерно в течение длительного периода. Начало появления проростков у свежесобранных семян отмечено только через 18—64 дня проращивания (табл. 1). При этом за первые 70 дней появилось всего от 3 до 24 % проростков. В последующие 20 дней энергия прорастания иногда резко возрастала и всхожесть достигала 90 % Однако у большинства популяций, особенно с более высоких мест произрастания, такое число проростков обычно наблюдалось при постепенном прорастании только через 220—240 дней (рис. 1, *А*, *Б*).

ТАБЛИЦА 1

Динамика прорастания семян *Nardus stricta* с растений разных высотных поясов (Черногора, Карпаты, УССР) в лабораторных условиях

Высота над ур. м., м	Годы исследований	Число дней		Проросло (%) от начала опыта (дни)						Длительность опыта, дни
		от сбора до посева	от посева до начала прорастания	20	50	100	150	200	в конце опыта	
200	1959	48	16	0.50	9.75	92.75	94.25	94.50	94.50	165
	1960	18	8	1.25	7.25	16.75	63.50	70.50	93.75	280
900	1959	20	8	2.25	6.75	89.00	91.00	91.50	92.50	255
	1960	2	16	0.50	6.50	15.25	68.75	90.50	96.00	260
1400	1959	6	34	0.0	1.25	40.50	68.50	80.00	92.00	250
	1960	1	22	0.0	2.25	9.25	35.00	61.25	64.75	240
1700	1959	3	44	0.0	0.50	16.50	32.25	52.75	63.75	225
	1960	8	24	0.0	17.00	34.75	62.75	70.25	70.25	190

При сухом хранении срок выхода семян из периода покоя значительно больше, чем при проращивании свежесобранных семян. Так, при сухом хранении максимум проростков за 30 дней проращивания (70—98 %) образуется только к середине 3-го года хранения. Такую или близкую к ней всхожесть семена сохраняют на протяжении последующих 2.5—3 лет, после чего они постепенно теряют жизнеспособность и к концу 7—9 годов хранения полностью отмирают (рис. 2).

Влияние на всхожесть и энергию прорастания семян этого вида различных постоянных и переменных температур в сочетании с освещением разной продолжительности довольно специфично. Так, при комнатной и переменных температурах при всех вариантах освещения за 26 дней проросло до 5 % семян, а при температуре 1—3° семена не прорастали вообще. При высоких температурах (28—30°) существенную роль играет длительность освещения: при 8- и 16-часовом освещении образовалось 26.5, при круглосуточном — 10.0, а в темноте — всего 1.5 % проростков. В случае перенесения непроросших семян

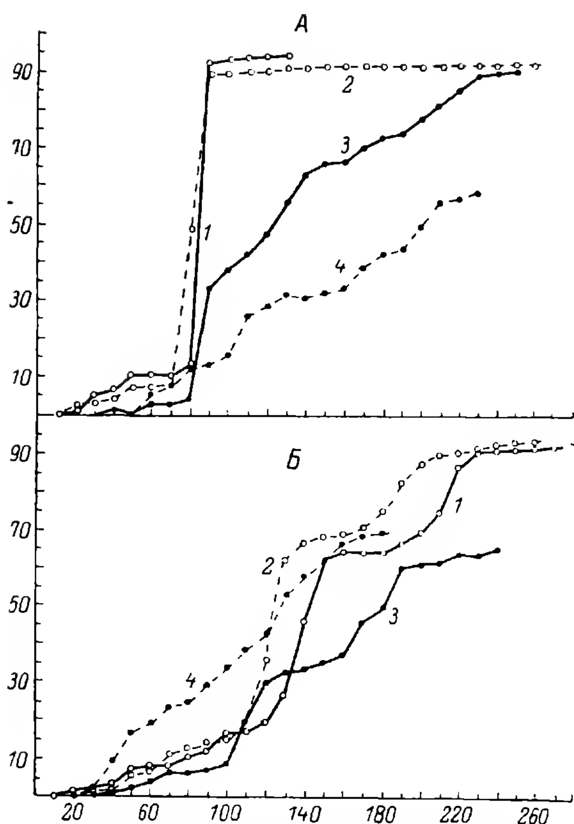


Рис. 1. Динамика прорастания семян *Nardus stricta* с разных высотных поясов Украинских Карпат в лабораторных условиях.

А — в 1959, *Б* — в 1960 г. Высота над уровнем моря, м: *1* — 200, *2* — 900, *3* — 1400, *4* — 1700. Здесь и на рис. 3: *по оси абсцисс* — число дней проращивания семян, *по оси ординат* — процент проросших семян от заложенных на проращивание.

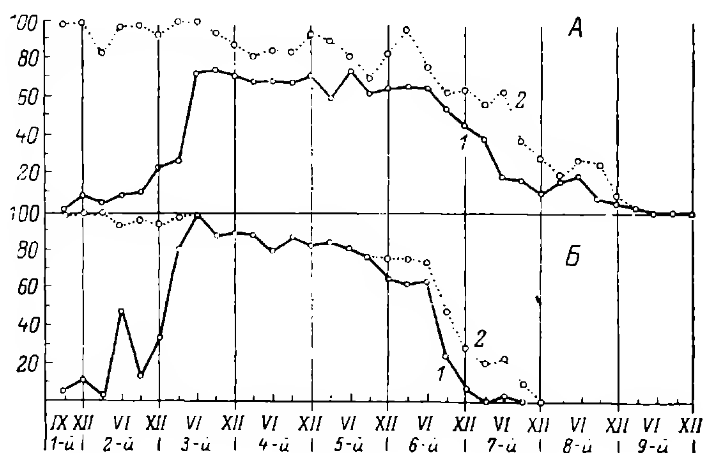


Рис. 2. Динамика всхожести и жизнеспособности семян *Nardus stricta* при лабораторном хранении.

А — 1965 г., с высоты 700 м; *Б* — 1971 г., с высоты 200 м над ур. м. *1* — проросшие семена, *2* — жизнеспособные семена (в том числе непроросшие). *По оси абсцисс* — продолжительность хранения семян; *по оси ординат* — то же, что на рис. 1.

в лабораторные условия различия в их способности прорастать проявились довольно четко. Здесь наименьшее число проростков (от 2.5 до 8.5 %) отмечено у тех семян, которые содержались при переменной температуре: 8 ч при 28°—30° и 16 ч при 1—3°. Несколько выше (от 8.5 до 29.5 %) была всхожесть тех семян, которые или все время находились при постоянной температуре 18—20° или при переменной: 16 ч при 28—30° и 8 ч при 1—3°. Наивысшая всхожесть и энергия прорастания были отмечены у тех семян, которые постоянно выдерживались при высоких (28—30°) и низких (1—3°) температурах; здесь в некоторых случаях всхожесть превышала 90 %. Наибольший эффект при высоких температурах давало 8- и 16-часовое освещение, в то время как при низких температурах 8-часовое освещение было наименее благоприятным (табл. 2, рис. 3).

ТАБЛИЦА 2

Динамика прорастания семян *Nardus stricta* (%) при совместном воздействии температуры и света

Температура, ° (в скобках часы)	Длительность освещения в течение суток, ч	Проросло (%) от начала опыта (дни)						Непроросших до конца опыта, %
		10	20	26	30	40	45	
18—20 (24)	24	0.0	0.0	1.0	1.0	4.5	8.5	87.5
	16	0.5	3.0	3.0	4.0	5.0	10.0	86.5
	8	0.0	1.0	1.5	3.0	19.5	29.5	68.0
	Темнота	Не определялось		0.5	0.5	4.5	10.5	88.0
28—30 (24)	24	0.0	4.0	10.0	13.0	28.5	34.0	60.5
	16	1.5	11.5	26.5	33.5	51.5	70.0	24.5
	8	1.5	13.5	26.5	37.5	51.5	64.5	33.0
	Темнота	Не определялось		1.5	2.0	12.0	28.0	70.0
1—3 (24)	24	0.0	0.0	0.5	0.5	43.5	71.5	27.0
	16	0.0	0.0	0.0	0.0	71.5	91.5	7.0
	8	0.0	0.0	0.0	0.0	13.0	36.5	62.5
	Темнота	Не определялось		0.0	0.0	89.5	91.5	3.5
28—30 (16)	24	0.0	1.0	2.5	3.0	7.0	15.5	82.5
	16	0.0	1.0	4.0	5.5	9.0	15.5	84.0
1—3	8	0.0	2.5	5.0	8.0	18.0	24.0	74.0
(8)	Темнота	Не определялось		3.5	3.5	10.5	27.0	67.0
28—30° (8)	24	0.0	0.0	0.0	0.0	2.5	4.0	92.5
	16	0.0	1.0	1.5	2.0	5.5	7.5	91.5
1—3°	8	0.0	0.0	0.5	1.0	1.5	2.5	94.5
(16)	Темнота	Не определялось		2.5	2.5	4.5	8.5	88.0

Примечание. После 16 дней опыта в разных условиях температуры и освещения проращивание продолжалось при комнатной (18—20°) температуре.

В результате холодной стратификации было установлено, что после выдерживания семян при температуре 1—3° на протяжении 20 дней их всхожесть на 30-й день проращивания достигла 90 % (рис. 4). Дальнейшее выдерживание на холоде увеличивает не столько их всхожесть, сколько энергию прорастания. Семена, выдержанные на холоде в течение 50 дней, образуют такое же число проростков не за 30, а за 10 дней. Более длительная холодная стратификация ощутимого эффекта не оказывает (рис. 5).

Вытяжки из почвы, послеукосных остатков, а также из отдельных частей четырех указанных видов по-разному влияют и на всхожесть, и на энергию прорастания семян *N. stricta*. Так, вытяжки из почвы тормозят прорастание, тогда как вытяжки из послеукосных остатков стимулируют его. Характерно, что увеличение концентрации уменьшает как тормозящее действие вытяжки из почвы, так и стимулирующее действие вытяжки из послеукосных остатков (рис. 6).

Вытяжки из отдельных частей изучавшихся растений в одних случаях проявляют стимулирующее, в других — ингибирующее действие, а в третьих — остаются индифферентными. Так, вытяжки из всех частей *Festuca rubra* тормозящего действия не проявляют вообще, а стимулирующий эффект их тем больше,

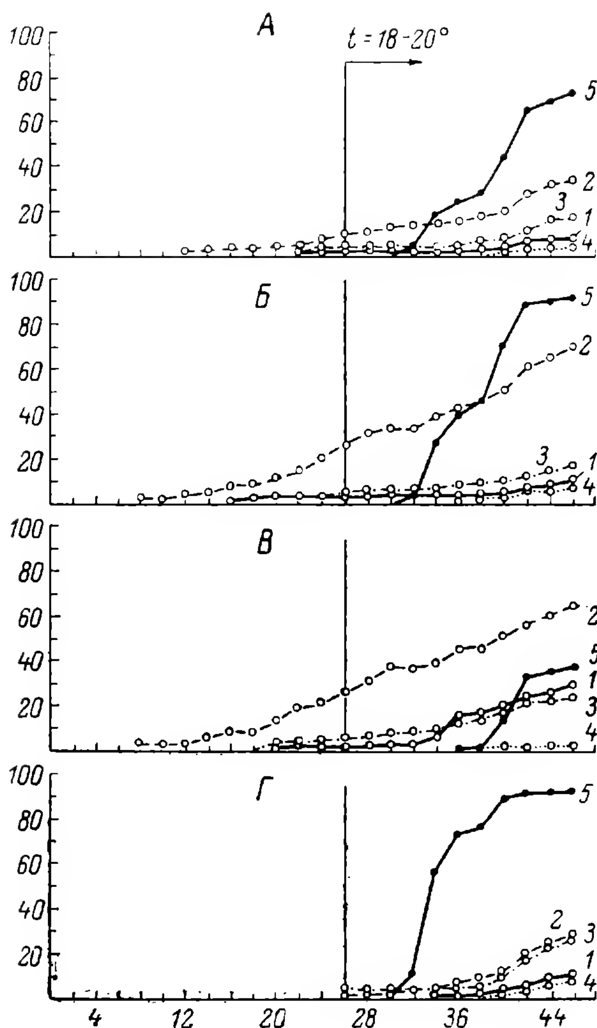


Рис. 3. Динамика прорастания семян *Nardus stricta* при сопряженном действии температуры и света.

А — освещение 24 ч, *Б* — 16 ч, *В* — 8 ч, *Г* — в темноте. *1* — при температуре 18—20, *2* — 28—30, *3* — 16 ч, 28—30° и 8 ч, 1—3°; *4* — 8 ч, 28—30° и 16 ч, 1—3°; *5* — 1—3°. После 26 дней опыта все семена проращивались при комнатной температуре (18—20°).

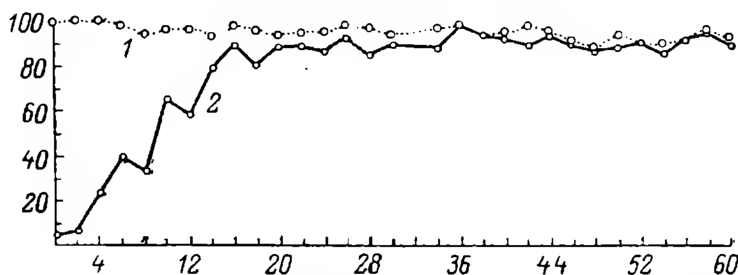


Рис. 4. Всхожесть и жизнеспособность семян *Nardus stricta* после холодной стратификации различной продолжительности.

1 — жизнеспособные семена (в том числе непроросшие); *2* — проросшие семена. *По оси абсцисс* — число дней стратификации, *по оси ординат* — процент проросших и жизнеспособных семян от заложенных на проращивание.

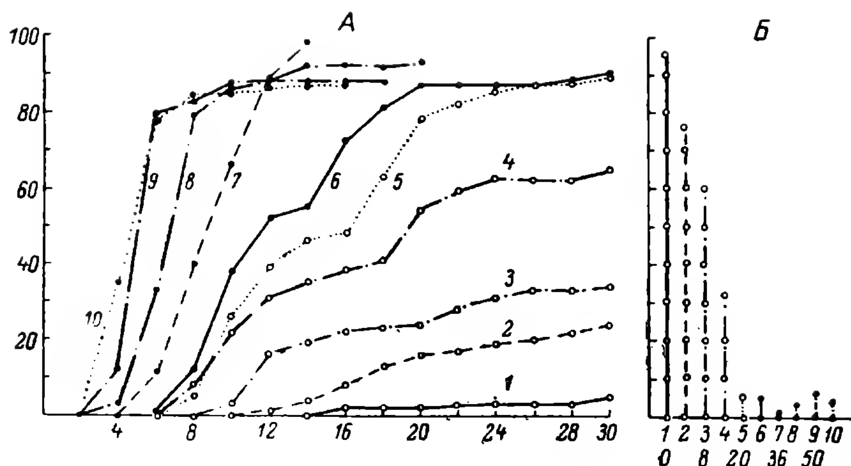


Рис. 5. Динамика прорастания семян *Nardus stricta* после холодной стратификации различной продолжительности.

А — проросшие семена (% от заложенных на проращивание); *Б* — непроросшие жизнеспособные семена (%) после 60 дней опыта. *1* — без стратификации (контроль), *2* — стратификация 4 дня, *3* — 8, *4* — 10, *5* — 20, *6* — 30, *7* — 36, *8* — 40, *9* — 50, *10* — 60. *По оси абсцисс* — число дней проращивания семян.

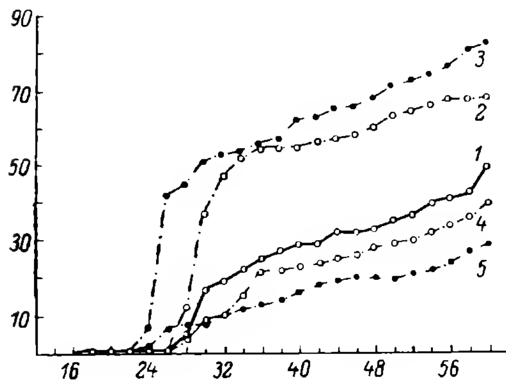


Рис. 6. Динамика прорастания семян *Nardus stricta* под влиянием вытяжек из почвы и послеукосных остатков.

1 — проращивание на дистиллированной воде (контроль), *2* — вытяжка из послеукосных остатков в соотношении 1 : 10, *3* — то же 1 : 20, *4* — вытяжка из почвы в соотношении 1 : 10, *5* — то же 1 : 20. Здесь и на рис. 7—10: *по оси абсцисс* — число дней проращивания семян, по оси ординат — процент проросших семян от заложенных на проращивание.

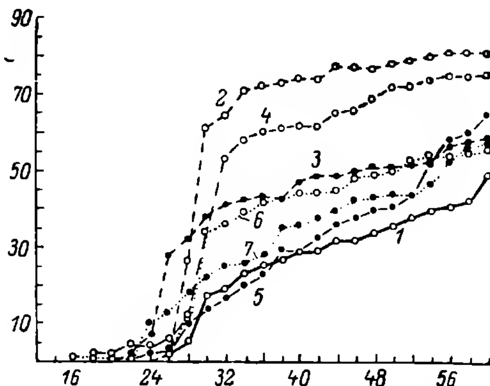


Рис. 7. Динамика прорастания семян *Nardus stricta* под влиянием вытяжек из отдельных частей *Festuca rubra*.

1 — контроль, *2* — вытяжка из цветковых чешуй в соотношении 1 : 10, *3* — то же 1 : 20, *4* — вытяжка из стеблей и листьев в соотношении 1 : 10, *5* — то же 1 : 20, *6* — вытяжка из корней в соотношении 1 : 10, *7* — то же 1 : 20.

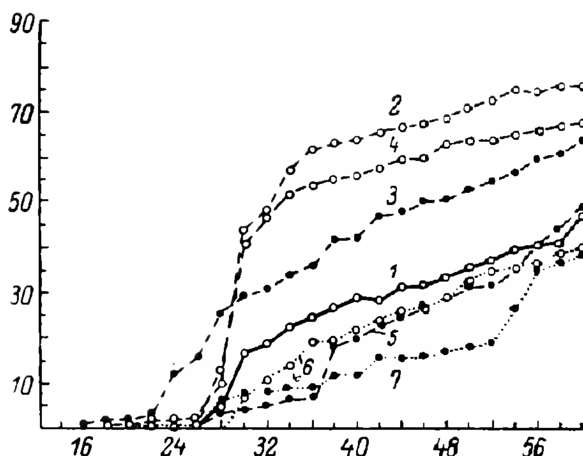


Рис. 8. Динамика всхожести семян *Nardus stricta* под влиянием вытяжек из отдельных частей *N. stricta*.

1 — контроль, *2* — вытяжка из стеблей и листьев в соотношении 1 : 10, *3* — то же 1 : 20, *4* — вытяжка из влагалищ в соотношении 1 : 10, *5* — то же 1 : 20, *6* — вытяжка из корней в соотношении 1 : 10, *7* — то же 1 : 20.

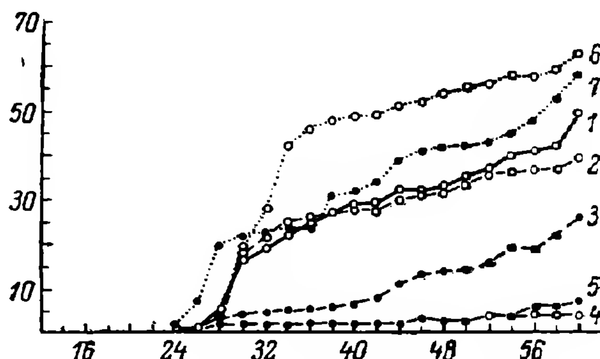


Рис. 9. Динамика всхожести семян *Nardus stricta* под влиянием вытяжек из отдельных частей *Trifolium pannonicum*.

1 — контроль, *2* — вытяжка из околоцветников в соотношении 1 : 10, *3* — то же 1 : 20, *4* — вытяжка из стеблей и листьев в соотношении 1 : 10, *5* — то же 1 : 20, *6* — вытяжка из корней в соотношении 1 : 10, *7* — то же 1 : 20.

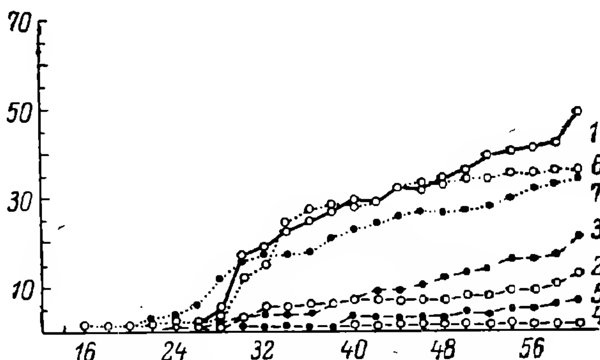


Рис. 10. Динамика всхожести семян *Nardus stricta* под влиянием вытяжек из отдельных частей *Arnica montana*.

1 — контроль, *2* — вытяжка из околоцветников в соотношении 1 : 10, *3* — то же 1 : 20, *4* — вытяжка из листьев в соотношении 1 : 10, *5* — то же 1 : 20, *6* — вытяжка из корневищ и корней в соотношении 1 : 10, *7* — то же 1 : 20.

чем выше их концентрация (рис. 7). Вытяжки разной концентрации из отдельных частей остальных трех видов растений проявляют иногда противоположное действие. В частности, вытяжки из листьев и влагалищ самого *Nardus stricta* при большей концентрации заметно стимулируют прорастание, тогда как вытяжка из влагалищ меньшей концентрации подобно вытяжкам из корней оказывает тормозящее действие (рис. 8).

Тормозящее действие свойственно также вытяжкам из отдельных частей *Trifolium pannonicum* и *Arnica montana*. При этом наиболее эффективным оказалось тормозящее действие вытяжек из надземных частей этих растений, тогда как вытяжки из корневищ и корней были или индифферентными, как у *A. montana*, или даже несколько стимулирующими, как у *T. pannonicum* (рис. 9, 10).

Обсуждение результатов

Большинство исследователей, изучавших всхожесть и энергию прорастания семян *Nardus stricta*, установили, что в лабораторных условиях они отличаются высокой конечной всхожестью и сильно растянутым периодом прорастания (Coulon, 1923; Леманн, Айхеле, 1936; Малиновський, 1954, 1959; Малиновский, 1957; Малиновський, Бережний, 1956; Вайнагій, 1963; Овеснов, 1964, и др.). Только в отдельных случаях не было установлено высокой конечной всхожести, что, по-видимому, обусловлено тем, что семена для этих опытов были собраны или высоко в горах (Coulon, 1923) или в суровых условиях севера (Söyrinki, 1938, 1939).

Растянутое прорастание зависит от наличия у этих семян длительного периода послеуборочного дозревания, который, как показали опыты, может составить 20 месяцев (см. рис. 2), а по некоторым данным — и больше (Овеснов, 1964, 1966).

Было проведено немало экспериментов с целью выяснения факторов, способных сокращать или полностью устранять период послеуборочного дозревания семян этого вида. Результаты отдельных опытов не всегда совпадали; это объясняется, по-видимому, тем, что для опытов использовали семена из разных географических и климатических зон, экологические факторы которых наложили определенные отпечатки на их биологические свойства. Так, было установлено, что семена реагируют на свет и темноту. При этом в одних экспериментах было отмечено, что тепло и томнота заметно ускоряют прорастание (Coulon, 1923), а в других, что всхожесть и энергия прорастания семян как свежесобранных, так и длительного хранения на свету примерно на одну треть выше, чем в темноте (Овеснов, 1964).

Выявлено также иоложительное влияние темиературы на всхожеств и энергию прорастания семян, но подбором температуры нельзя добиться быстрого и полного их прорастания (Овеснов, 1964). Как показали наши опыты, действие света и темноты, с одной стороны, и температуры, с другой, следует рассматривать сопряжвнно, ибо так они действуют на живые организмы в естественной среде. В этом случае реакция семян на воздействие этих факторов своеобразна. В частности, при высоких температурах (28—30°) наивысшая энергия прорастания отмечена ири 8- и 16-часовом освещении (см. табл. 2 и рис. 3).

Было отмечено также, что особенно благоприятно на энергию прорастания семян этого вида влияют низкие положительные температуры (холодная стратификация), а выдерживание семян на влажном субстрате при 1—4° резко повышает как энергию прорастания, так и их всхожесть (Овеснов, 1964). Выявлено также, что при 30-дневной стратификации свежие семена образуют 96 % проростков за 30 дней, тогда как при 60-дневной такое же количество нростков появилось за 10 дней. Аналогичные результаты были получены и в наших опытах (см. рис. 4, 5), однако, отрицая необходимость холодной стратификации, некоторые авторы утверждают, что для семян *N. stricta* характерен только длительный период послеуборочного созревания и что они и без предварительного проморaживания дают в следующем году высокий процент всходов (Малиновський, 1959). По данным этого автора, за 60 дней проросло всего 12 % семян этого вида, а за 150 дней число проростков достигло 97 %. Легко видеть, что в этом случае имело место естественное завершение периода послеуборочного дозре-

вания, а вовсе не ускорение его протекания. При сухом хранении семян этот процесс еще более длителен и составляет свыше 20 месяцев (см. рис. 2).

Данных о влиянии на всхожесть и энергию прорастания семян *N. stricta* экстрактов из почвы, из послеукосных остатков или из отдельных частей каких-либо растений, особенно компонентов белоусовых ценозов, мы в литературе не встретили. Как показали наши опыты, это влияние в высокой степени специфично в каждом конкретном случае. В частности, если вытяжки из почвы тормозят прорастание, то вытяжки из послеукосных остатков стимулируют его, и тем больше, чем ниже концентрация раствора (см. рис. 6). Вытяжки из всех частей *Festuca rubra* имеют стимулирующее воздействие, но активнее вытяжки из надземных частей более высоких концентраций по сравнению с таковыми из корней. Такой же эффект имеют и вытяжки из надземных частей *Nardus stricta*, тогда как вытяжки из корней тормозят прорастание, и тем больше, чем меньше их концентрация (см. рис. 7, 8). Противоположное этому действие имеют вытяжки из частей *Arnica montana* и *Trifolium pannonicum*. Только вытяжки из корней *T. pannonicum* оказывают некоторое стимулирующее действие, тогда как вытяжки из всех надземных частей тормозят прорастание. Особенно сильное тормозящее воздействие оказывают вытяжки из листьев. Вытяжки из всех без исключения частей *A. montana* обладают ингибирующими свойствами, но особенно сильно они проявляются у вытяжек из надземных частей (см. рис. 9, 10). Нет сомнения, что подобные аллелопатические связи всегда сказываются на поведении семян определенного вида (в том числе и *Nardus stricta*) в конкретной биоценотической обстановке. В свою очередь продукты жизнедеятельности растений *N. stricta* влияют на поведение других видов в ценозе и в конечном итоге — на подбор и ассоциирование видов в сообществе. Установлено, например, что экстракт из почвы, взятой из-под растений *N. stricta*, тормозит прорастание семян *Trifolium pratense* L. почти на 50 % по сравнению с контролем (Tărău e. a., 1967).

Таким образом, семена *N. stricta*, по классификации А. В. Попцова (1961), следует отнести к группе семян, которые для перехода к прорастанию требуют определенного периода низких температур. Без воздействия низкими температурами семена этого вида длительное время находятся в состоянии торможения, что исключает возможность массового прорастания в первый благоприятный для этого момент, хотя некоторое число семян может, по-видимому, прорасти и сразу после созревания и осыпания. Подавляющее же большинство их остается в состоянии покоя до зимы, когда под глубоким снежным покровом, где температура преимущественно в пределах от 0 до +2 °С (Jeník, 1956), они проходят холодную стратификацию и с наступлением теплой погоды дружно и быстро прорастают. Безусловно, в биоценозах существенное влияние на этот процесс оказывают биотические факторы, которые могут или ускорять или, что бывает чаще, задерживать прорастание, т. е. индуцировать вторичный покой (Попцов, 1966), создавая тем самым определенный запас семян в почве.

ЛИТЕРАТУРА

Бережной И. В. О жизнеспособности семян растений компонентов высокогорных пустошей Украинских Карпат. — В кн.: Рост растений. Львов: Изд-во Львов. ун-та, 1959, с. 79—82. — *Вайнагій І. В.* Інтенсивність проростання насіння деяких трав'янистих рослин Українських Карпат, зібраного з різних висот. — Укр. бот. журн., 1960, т. 17, № 2, с. 50—60. — *Вайнагій І. В.* Про життєздатність насіння деяких трав'янистих рослин Карпат. — В кн.: Екологія та систематика рослин Карпат та прилеглих територій. Киев: Изд-во АН УССР, 1963, с. 34—44. — *Вайнагий И. В.* Генеративное размножение некоторых кормовых злаков в Украинских Карпатах. — Пробл. бот., 1965, т. 7, с. 71—87. — *Вайнагій І. В.* Динаміка схожості і життєздатності насіння деяких трав'янистих рослин Карпат. — Укр. бот. журн., 1971, т. 28, № 4, с. 449—455. — *Вайнагій І. В.* Регулююча дія температури і світла на проростання насіння деяких лучних злаків. — Укр. бот. журн., 1972, т. 29, № 4, с. 482—491. — *Вайнагий И. В.* Совместное действие температуры и света на прорастание семян некоторых луговых злаков. — Бюл. Глав. бот. сада АН СССР, 1973, вып. 87, с. 104—108. — *Вайнагий И. В.* Семенная продуктивность и всхожесть семян некоторых высокогорных растений Карпат. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 10, с. 826—831. — *Вайнагий И. В.* О долговечности семян травянистых растений Карпат. — Бюл. Глав. бот. сада АН СССР, 1975, вып. 96, с. 56—63. — *Жиляев Г. Г., Климишин О. С.* Насінне розмноження рослин у первинних і вторинних угрупованнях Українських Карпат. — Укр. бот. журн., 1979, т. 36, № 3, с. 219—224. — *Леманн Е., Айхеле Ф.* Физиология прорастания семян злаков.

М.; Л.: Сельхозгиз, 1936. 483 с. — *Малиновський К. А.* Особливості схожості насіння дикоростучих трав субальпійського пояса Карпат. — Праці Інст. агробіол. АН УРСР. Киев: Изд-во АН УССР, 1954, т. 4, с. 59—70. — *Малиновский К. А.* Всхожесть семян высокогорных растений Карпат. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1957, т. 62, с. 51—63. — *Малиновський К. А.* Біловусові пасовища субальпійського пояса Українських Карпат. Киев: Изд-во АН УССР, 1959. 205 с. — *Малиновський К. А., Бережний І. В.* Матеріали до вивчення чагарникових і напівчагарникових пустищ Східних Карпат. — Наук. зап. Природозн. муз. АН УРСР. Киев: Изд-во АН УССР, 1956, т. 5, с. 81—110. — *Овеснов А. М.* К биологии прорастания семян белоуса. — Изв. Естеств. ин-та при Перм. ун-те, 1964, т. 14, № 7, с. 15—22. — *Овеснов А. М.* Покой семян дикорастущих злаков и пути его устранения. — Учен. зап. Перм. гос. ун-та, 1966, вып. 130, с. 3—18. — *Перцева А. Н.* Влияние растительных вытяжек на прорастание семян. — Бюл. Всес. науч.-иссл. ин-та сельхоз. микробиол., 1968, т. 14, № 1, с. 19—24. — *Попцов А. В.* Значение температурного фактора в прорастании семян. — Журн. общ. биол., 1961, т. 22, № 6, с. 425—435. — *Попцов А. В.* Биологическое значение покоя (затрудненного прорастания) семян. — Журн. общ. биол., 1966, т. 27, № 5, с. 544—554. — *Coulon J. Nardus stricta.* Étude physiologique, anatomique et embryologique. — Mém. Soc. Voud. Sci. Natur., 1923, vol. 6, p. 17—332. — *Jenik J.* Ecologický význam větru pro vegetaci Přednich Měd'odolů v Belanských Tatrăch. — Preslia, 1956, vol. 28, N 3, S. 225—239. — *Söyrinki N.* Studien über die generative and vegetative Vermehrung der Samenpflanzen in der alpinen Vegetation Petsamo — Lapplands. I. Allgem. Teil. — An. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo, 1938, vol. 11, N 1, S. 1—376. — *Söyrinki N.* Studien über die generative und vegetative Vermehrung der Samenpflanzen in der alpinen Vegetation Petsamo — Lapplands. II. Spec. Teil. — An. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo, 1939, vol. 14, N 1, S. 1—404. — *Tărău V., Savatti M., Chiorean I.* Probleme de allelopatie pe pajiști de *Nardus stricta.* — Not.-Bot. Horti Agrobot. Cluj, 1967, p. 111—116.

Зональная Горно-Карпатская сельскохозяйственная опытная станция, Нижние Ворота, Закарпатская обл.

Получено 5 X 1981.

УДК 581.9 (571.511) — Бот. журн., т. 70, № 9

М. В. Соколова

СРАВНЕНИЕ ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ КОНКРЕТНЫХ ФЛОР ТАЙМЫРА ИЗ ТУНДРОВОЙ ЗОНЫ (АРКТИЧЕСКАЯ СРЕДНЯЯ СИБИРЬ)

M. V. SOKOLOVA. THE COMPARISON OF THE GEOGRAPHIC STRUCTURE OF CONCRETE FLORAS FROM THE TUNDRA ZONE IN TAIMYR PENINSULA (ARCTIC MIDDLE SIBERIA)

Представлены результаты количественного сравнения восьми конкретных флор Таймыра по географической структуре: широтным и долготным элементам. Применена мера сходства Съёренсена—Чекановского, модифицированная Сёмкиным для весовых множеств. Решающим фактором дифференциации флор является зональное положение флоры. Все флоры отличаются высокой долей криофитов по сравнению с зональными аналогами флор Большеземельской тундры и Чукотки. Они отнесены к среднесибирскому (таймырскому) варианту восточно-сибирских флор Арктики.

В предыдущих статьях (Соколова, 1984а, б) изложены результаты сравнения по видовому составу и таксономической структуре восьми конкретных флор Таймыра из четырех подзон тундровой зоны. Настоящее сообщение посвящено сравнению этих же флор по соотношению широтных (зональных) и долготных географических элементов, т. е. по географической структуре.

Сравнительный географический анализ восьми таймырских конкретных флор мы провели в соответствии с традициями, сложившимися во флористической литературе по Северу, по двум категориям географических элементов флоры — широтным (зональным) и долготным группам видов (табл. 1).

Для сравнения процентных спектров географических элементов для всех пар флор были рассчитаны значения меры сходства Съёренсена—Чекановского, модифицированной Б. И. Сёмкиным (Юрцев, Сёмкин, 1980) для весовых множеств (табл. 2). На основании полученных значений меры сходства построены дендрограммы максимального сходства и оптимальные дендриты (рис. 1, *I*, *II*; 2, *I*, *II*).

Выделенные широтные элементы объединены в три фракции (Юрцев, 1981): криофитную (включающую арктические, метаарктические и аркто-альпийские виды), гемикриофитную (гипоарктические и гипоаркто-монтанные) и некриофитную (бореальные и аркто-бореальные виды). Соотношение этих фракций и групп показано на рис. 1.

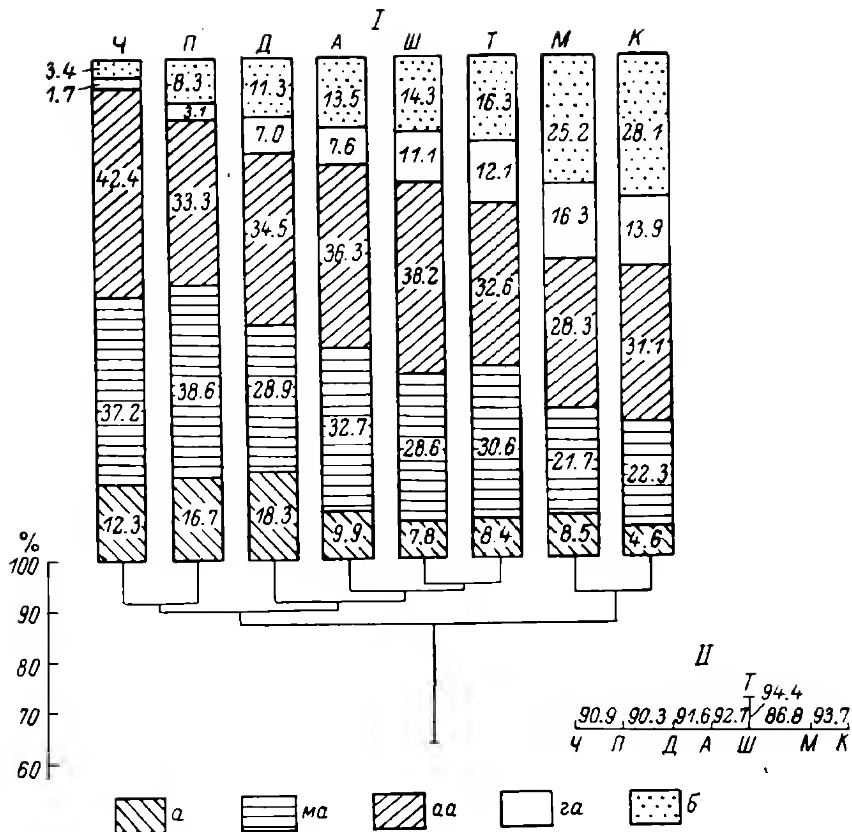


Рис. 1. Сравнение восьми конкретных флор Таймыра по процентному соотношению широтных (зональных) элементов (мера сходства $K_{0(в)}$ Съёренсена—Чекановского, модифицированная Сёмкиным).

I — дендрограмма максимального сходства флор по процентному соотношению широтных элементов со столбчатыми диаграммами (*а* — арктические, *ма* — метаарктические, *аа* — аркто-альпийские, *га* — гипоарктические, *б* — бореальные); *II* — оптимальный дендрит сходства флор по процентному соотношению широтных элементов. Обозначения конкретных флор см. в примечании к табл. 1.

Анализ показал, что во флорах преобладают виды криофитной фракции (рис. 1, *I*). Число видов гемикриофитной и некриофитной фракций значительно меньше, оно возрастает постепенно от флор подзоны высокоарктических тундр до флор подзоны южных гипоарктических тундр, но даже у последних не достигает половины состава всей флоры. Возможно, это особенность флор Таймыра. Изменение доли трех основных фракций широтных географических элементов (рис. 1) происходит в зональном ряду постепенно, без резких скачков, хотя доля разных элементов криофитной фракции изменяется в зональном ряду и не совсем параллельно (табл. 1). Так, наибольшее число арктических видов отмечено во флоре Д, метаарктических — во флоре Т, аркто-альпийских — во флоре Ш. Доля арктических видов во флорах подзон высокоарктических и арктических тундр варьирует незначительно (от 15.3 % во флоре Ч до 18.3 % во флоре Д), во флорах обеих подзон гипоарктических тундр она уменьшается в среднем в 2 (7.8—9.9 %), а во флоре К (подзона южных гипоарктических тундр) — почти в 4 раза (4.6 %) по сравнению с флорами подзон арктических и высокоарктических тундр. Доля метаарктических видов наиболее велика во флорах Ч и П — из подзон высокоарктических и арктических тундр (37.2—38.6 %); во флоре Д (также подзона арктических тундр) и во флорах подзоны северных гипоарктических тундр она приблизительно одинакова, снижаясь до 28.6—32.7 %; во флорах подзоны южных гипоарктических тундр доля метаарктических видов уменьшается еще почти на $^{1}/_{3}$ по сравнению с флорами предыдущей подзоны (21.7—22.3 %). Доля аркто-альпийских видов наиболее постоянна. Выше всего она во флоре Ч из подзоны высокоарктических тундр (42.4 %) и во флоре

ТАБЛИЦА 1

Распределение видов по широтным (зональным) и долготным группам в восьми конкретных флорах Таймыра

Конкретная флора	Широтные (зональные) группы					Долготные группы				
	а (арктические)	ма (метаарктические)	аа (аркто-альпийские)	га (гипоарктические)	б (бореальные)	ц (циркумполярные)	шр («широкораспространенные»)	в («восточные»)	з («западные»)	с («среднесибирские»)
Ч	9	22	25	1	2	38	9	11	1	—
П	16	37	32	3	8	53	21	21	—	1
Д	26	41	49	10	16	76	34	27	3	2
А	17	56	62	13	23	77	35	47	5	7
Ш	17	62	83	24	31	92	44	65	8	8
Т	20	73	78	29	39	102	48	77	6	6
М	22	56	73	42	65	109	53	82	8	6
К	11	53	74	33	67	101	59	63	9	6

Примечание. Обозначение конкретных флор: Ч — мыс Челюскина, П — бухта Марии Прончищевой, Д — пос. Диксон, А — оз. Ая-Турку, Ш — устье р. Шайтан (приток р. Верхней Таймыры), Т — пос. Тарея, М — урочище Ары-Мас, К — пос. Кресты.

ТАБЛИЦА 2

Матрица значений меры сходства флор по соотношению широтных (а) и долготных (б) географических элементов

	Конкретная флора	Ч	П	Д	А	Ш	Т	М	К	
	Ч		90.9	83.8	84.0	76.7	79.7	63.6	63.1	
	П	89.1		90.3	87.3	83.0	81.1	69.6	69.4	
	Д	89.2	95.5		91.6	88.2	89.2	76.8	76.3	
б	А	80.6	88.4	88.0		92.7	93.8	79.6	79.1	
	Ш	78.0	85.6	85.2	96.8		94.4	86.8	86.4	а
	Т	78.3	85.7	85.3	95.3	97.4		83.2	83.4	
	М	77.9	85.7	85.3	95.5	97.9	99.0		93.7	
	К	78.0	87.2	88.8	94.8	95.4	94.0	94.7		

Ш из подзоны северных гипоарктических тундр (38.2 %), в остальных флорах колеблется от 36.3 до 28.3 %. Доля гипоарктических видов возрастает постепенно от флоры подзоны высокоарктических тундр Ч (1.7 %) до флоры М из подзоны южных гипоарктических тундр (16.3 %). Та же картина наблюдается и в отношении бореальных видов: доля их возрастает от флоры Ч из подзоны высокоарктических тундр (3.4 %) до флоры К из подзоны южных гипоарктических тундр (28.1 %).

Таким образом, наиболее чутко отражают зональные изменения два показателя: доля гипоарктических и бореальных видов, наименее чутко — доля аркто-альпийских видов. Доля арктических и метаарктических видов изменяется ступенчато.

Из дендрограммы (рис. 1, *II*) видно, что изученные флоры по соотношению широтных элементов распадаются при высоком уровне сходства (86.8 %) на две неравные группы. Меньшая группа объединяет обе флоры из подзоны южных гипоарктических тундр М и К ($K_{о(в)}$ = 93.7 %), выделяющиеся минимальной долей криофильных видов (60 %), максимальной — гипоарктических (около 14 % и выше) и бореальных (свыше $^1/_4$); снижение доли криофитов обусловлено прежде всего минимальным участием во флорах метаарктических видов (21.7—22.3 %). Бо́льшая группа на уровне сходства 90.3 % распадается на две подгруппы — одна объединяет флору Ч из подзоны высокоарктических тундр и флору П из подзоны арктических тундр. Их сближает максимальная роль метаарктических видов (37.2—38.0 %), минимальная — гипоарктических (1.7—3.1 %) и бо-

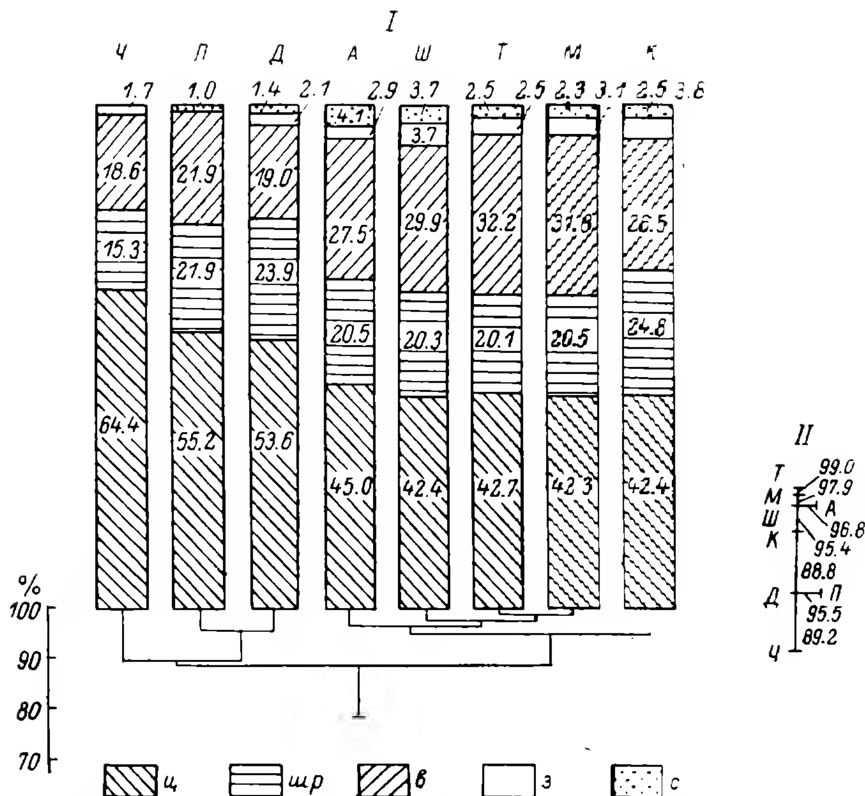


Рис. 2. Сравнение восьми конкретных флор Таймыра по процентному соотношению долготных элементов (мера сходства $K_{o(в)}$ Съёренсена—Чекановского, модифицированная Сёмкиным).

I — дендрограмма максимального сходства флор по процентному соотношению долготных элементов со столбчатыми диаграммами (*ц* — циркумполярные, *шр* — «широкораспространенные», *в* — «восточные», *з* — «западные», *с* — «среднесибирские»); *II* — оптимальный дендрит сходства флор по процентному соотношению долготных элементов.

реальных (3.4—8.3 %). Флора Д из той же подзоны, несмотря на максимальное процентное обилие в ней арктических видов (18.3 %), по сниженному участию в ней метаарктических (28.9 %), повышенному — гипоарктических (7.0 %) и бореальных (11.3 %) все же несколько ближе ко второй подгруппе, которую составляют три флоры из подзоны северных гипоарктических тундр А, Ш, Т и особенно взаимно близки две последние. Эти флоры занимают среднее (промежуточное) положение по процентному участию в них арктических, метаарктических, гипоарктических и бореальных видов.

Интересной особенностью дендрита (рис. 1, *II*) является линейное расположение флор, образующих единый зональный ряд. Как и материалы, рассмотренные ранее (Соколова, 1984а, б), эти данные свидетельствуют о том, что зональные изменения — ведущий фактор дифференциации конкретных флор Таймыра. Группировка флор отображается в увеличении расстояния между флорами М и Т, Д и П. Флора Ч из подзоны высокоарктических тундр и флора К из подзоны южных гипоарктических тундр занимают крайние позиции. Относительно более южные черты флоры К по сравнению с флорой М, возможно, объясняются тем, что флора К расположена в полосе, пограничной с лесотундрой, а флора М хотя и включает «лесной остров», отделена от лесотундры полосой тундровой растительности.

Как заключил Б. А. Юрцев (1981) на основе сравнения конкретных флор Чукотки из разных ботанико-географических подзон, существенными показателями, характеризующими зональное положение флоры, являются соотношение криофитных, гемикриофитных и некриофитных фракций по их доле от общего видового состава флоры и отношение доли криофитов к доле некриофитов. По

доле криофитов (т. е. видов, специфических для арктических и высокогорных флор) все флоры разделены Юрцевым на три основные группы: высококриофитные (доли криофитов > 65 %), среднекриофитные (50 ± 15 %), низкокриофитные (< 35 %). Эти группы делятся на подгруппы со следующими пороговыми значениями доли криофитов: в группе высококриофитных флор 100, > 90, < 90 %; в группе среднекриофитных > 55, < 45 %; в группе низкокриофитных > 10, < 10, 0 %.

Все рассматриваемые здесь флоры Таймыра имеют высокие доли криофитов и отношение доли криофитов к доле некриофитов (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Соотношение основных термоклиматических групп видов в восьми конкретных флорах (КФ) Таймыра

Место-нахождение КФ	Абсолютное число видов во флорах			Доля (%) в КФ			Отношение доли криофитов к доле некриофитов (ДК/ДНК)
	криофитов (К)	гемикриофитов (ГК)	некриофитов (НК)	криофитов (ДК)	гемикриофитов (ДГК)	некриофитов (ДНК)	
Ч	56	1	2	94.9	1.7	3.4	28
П	85	3	8	88.6	3.1	8.3	11
Д	116	10	16	81.7	7.0	11.3	7
А	135	13	23	78.9	7.6	13.5	6
Ш	162	24	21	74.6	11.1	14.3	5
Т	171	29	39	71.6	12.1	16.3	4
М	151	42	65	58.5	16.3	25.2	2.3
К	138	33	67	58.0	13.9	28.1	2.0

По классификации Юрцева (1981), большинство рассматриваемых нами флор Таймыра (Ч, П, Д, А, Ш, Т) относится к группе высококриофитных, за исключением конкретных флор (М, К) из подзоны южных гипоарктических тундр, входящих в группу среднекриофитных флор, причем в ее умеренно-высококриофитную подгруппу. Лишь флора Ч попадает в группу субгомокриофитных флор (ДК > 90 %), остальные принадлежат подгруппе собственно высококриофитных (ДК > 65 %). Но из сравнения видового состава всех восьми флор видно, что различия флор, попадающих в группу высококриофитных, слишком велики, чтобы их можно было отнести к единому типу. К тому же флоры среднекриофитной группы (умеренно-высококриофитной подгруппы) М и К расположены почти на границе с полосой лесотундры и возможность нахождения на Таймыре тундровых флор с более низкой долей криофитов и более низким отношением доли криофитов к некриофитам очень мала; таковые, очевидно, располагаются уже в лесотундре.

Деление флор Арктики на высокоарктические, арктические и гиноарктинеские введено А. И. Толмачевым (1932) без точного подсчета доли различных зональных элементов во флоре, но с учетом их «веса» (активности). В классификации Толмачева не был предусмотрен довольно распространенный случай, когда арктические и аркто-альпийские виды находятся в относительном равновесии с гипоарктическими и бореальными. Поэтому Юрцев (Филин, Юрцев, 1966) предложил выделять наряду с собственно арктическими и гипоарктическими флорами промежуточную категорию умеренно-арктических флор; при этом также не проводили иолного подсчета числа видов в каждой зональной группе, но учитывали роль видов в растительном покрове.

В большинстве современных работ по флоре Арктики (Ребристая, 1977; Петровский, Заславская, 1981; Заславская, 1982) зональный тип тундровых флор оценивается по числу видов в каждой зональной группе, без иоправки на их активность.[1] При этом для обозначения зональных типов флор используются термины, введенные Толмачевым (1932), с дополнениями Юрцева. К тому же упо-

[1] Наряду с этим О. В. Ребристая (1977) проанализировала соотношение широтных элементов в группе активных видов каждой флоры.

мянутые авторы предлагают неодинаковые количественные критерии для разграничения традиционных зональных типов флор.

Мы попытались сопоставить место сравниваемых восьми конкретных флор Таймыра в термоклиматической классификации флор холодных областей и высотных поясов (по Юрцеву, 1981) и в собственно зональных классификациях флор (табл. 4), в одной из которых учитывается лишь соотношение широтных элементов по числу видов без активности видов и их роли в растительном покрове, в другой (ботанико-географической) эта роль учтена.

ТАБЛИЦА 4

Место восьми изученных таймырских КФ в термоклиматической и собственно зональных классификациях флор Арктики и в системе ботанико-географических подзон тундровой зоны (Соколова, 1984а, рис. 1)

Тип классификации флор, подзона	Тип флоры							
	Ч	П	Д	А	Ш	Т	М	К
Термоклиматические типы флор (Юрцев, 1981)	Субгомокриофитная	Собственно высококриофитные					Умеренно-высококриофитные	
Зональные типы флор по валовому соотношению широтных элементов (без поправки на активность видов)	Высокоарктическая	Переходная к арктической		Собственно арктические			Умеренно-арктические	
То же, но с поправкой на активность видов	Высокоарктическая	Арктические		Умеренно-арктические			Гипоарктические	
Ботанико-географические подзоны тундровой зоны	Высокоарктических тундр	Арктических тундр		Северных гипоарктических тундр			Южных гипоарктических тундр	

Флора Ч — типичная высокоарктическая, она резко обеднена даже арктическими и аркто-альпийскими видами, гипоарктические и бореальные — в минимуме и практически выпадают. Во флорах П и особенно Д разнообразнее представлены гипоарктические виды, но они не входят в группу активных видов. Согласно ботанико-географической классификации, обе флоры относятся к арктической группе. Флоры А, Ш, Т, согласно той же зональной классификации, должны быть отнесены к умеренно-арктическим, арктическая (криофитная) фракция в них представлена достаточно полно; в группе активных видов преобладают аркто-альпийские и метаарктические, но немало и гипоарктических, играющих здесь заметную роль в растительном покрове, и даже бореальных (аркто-бореальных).

Флоры М и К — гипоарктические, так как в группе активных видов здесь преобладают виды гипоарктические и (аркто)бореальные, их число значительно превышает число активных видов криофитной фракции.

Если обращать внимание только на соотношение числа видов из каждой зональной группы, без поправки на их роль в растительном покрове, то большинство флор, кроме Ч, придется отнести к более северному зональному типу ввиду резкого абсолютного преобладания в них криофитной фракции. Лишь во флорах М и К наблюдается относительное равновесие между криофитной и двумя остальными фракциями по числу видов, хотя доля криофитов в них составляет 58.5 и 58.0 % соответственно. Данная зональная классификация флор хорошо согласуется с разработанной на чукотском материале термоклиматической (Юрцев, 1981), поскольку изученные нами флоры не обнаруживают четкой поясной (высотной) дифференциации, располагаясь на равнинах и низкогорьях. Однако на Чукотке как преимущественно горной стране расхождение места одной и той же конкретной флоры в обеих классификациях может быть весьма ощутимым, так как чукотские гипоарктические флоры с хорошо развитой поясностью по валовому соотношению зональных элементов нередко почти не отличимы от умеренно-арктических (из подзоны северных гипоарктических тундр). Аналогичные зональные (ботанико-географические) типы тундровых флор на

Чукотке (Юрцев, 1981) попадают в основном в иные термоклиматические группы: конкретные флоры подзоны северных гипоарктических тундр главным образом относятся к группе умеренно-высококриофитных (на Таймыре — собственно высококриофитных), флоры подзоны южных гипоарктических тундр (горные варианты) — к группе умеренно-криофитных флор (у нас — умеренно-высококриофитных), лишь флоры подзоны арктических тундр (как и на Таймыре) — к группам собственно высококриофитных. Несколько иное по сравнению с Таймыром и распределение конкретных флор по подзонам и термоклиматическим группам на востоке Большеземельской тундры и на Новой Земле (Ребристая, 1977, табл. 17). Флоры подзоны высокоарктических тундр («полярных пустынь») относятся, как и на Таймыре, к гомо- и субгомокриофитной группе (ДК 94—100 %); подзоны арктических тундр (ДК 83 %) — к собственно высококриофитной группе; флоры северного варианта подзоны северных гипоарктических тундр (ДК 71—73 %) — к собственно высококриофитной группе; южного варианта той же подзоны (ДК 59—62 %) — к умеренно-высококриофитной (у нас — собственно высококриофитной); флоры северного варианта подзоны южных гипоарктических тундр (ДК 30—49 %) — к умеренно-криофитной подгруппе (приуральские флоры) и собственно низкокриофитной (на Таймыре — умеренно-высококриофитной); флоры южного варианта той же подзоны (ДК 21—29 %) — к собственно низкокриофитной подгруппе, к которой относятся и лесотундровые флоры (ДК 13—20 %). Следуя классификации Толмачева, Ребристая относит флоры подзоны северных гипоарктических тундр к группе арктических, не выделяя особой группы умеренно-арктических флор.

Доля гемикриофитов на Чукотке почти неизменна во всех флорах обеих подзон гипоарктических тундр, составляя 25—33 %, и лишь в подзоне арктических тундр снижается до 12—17 %. Во флорах Таймырской тундры доля гемикриофитов значительно меньше и изменяется плавно в зональном ряду. Во флорах востока Большеземельской тундры тот же показатель в подзоне арктических тундр 15 %, в северном варианте подзоны северных гипоарктических тундр 17, во всех же остальных более южных флорах (включая лесотундровые) варьирует в пределах 22—30 %. Таким образом, ситуация здесь ближе к таковой на Чукотке, чем на Таймыре.

Причиной особенно высокой доли криофитов на Таймыре, возможно, является общая значительная выдвинутость к северу п-ова Таймыр. Следует учитывать также преобладание здесь обогащенных кальцием и другими основаниями рыхлых четвертичных отложений, что усиливает позиции криофитов даже в подзоне южных гипоарктических тундр и лесотундре (Юрцев, 1966).

Анализ флор по соотношению долготных элементов (см. табл. 1, рис. 2) показал, что в них преобладают виды, имеющие циркумполярный тип распространения, что вообще характерно для арктических флор. Во флоре Ч (подзона высокоарктических тундр) доля этих видов выше, чем во флорах подзоны арктических тундр, приближаясь к $^2/_3$. В арктических флорах П и Д она равна 55.2 и 53.6 % соответственно. Во флорах обеих подзон гипоарктических тундр число циркумполярных видов составляет 42.3—42.7, лишь во флоре А достигает 45 %. Таким образом, доля циркумполярных (долготных) элементов — прежде всего показатель зонального (широтного) положения флоры. Довольно большую группу составляют виды, широко распространенные в Арктике, таймырская часть ареала которых входит в центральный сектор их ареала. Это виды евразиатские и евразиатско-западноамериканские (не циркумполярные). Характерные представители этой группы видов — *Salix polaris* Wahlenb., *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar, *Rumex arcticus* Trautv., *Parrya nudicaulis* (L.) Regel, *Ledum decumbens* (Ait.) Lodd. ex Steud., *Polemonium acutiflorum* Willd. ex Roem. et Schult., *Myosotis asiatica* (Vest.) Schischk. et Serg., *Pedicularis oederi* Vahl., *Nardosmia frigida* (L.) Hook. и др. Доля «широкораспространенных» видов довольно устойчива; она варьирует от 20.1 (Т) до 23.9 (Д) — 24.8 % (К), лишь во флоре подзоны высокоарктических тундр Ч она снижается до 15.3 %.

Крупную группу составили виды, условно названные нами «восточными». Сюда входят виды, имеющие западную или северо-западную границу своего ареала в пределах п-ова Таймыр (*Poa pseudoabbreviata* Roshev., *Roegneria villosa* V. Vassil., *Carex macrogyna* Turcz. ex Steud., *Salix alaxensis* Cov., *Draba*

pilosa DC., *D. barbata Pohle*, *Lesquerella arctica* (Wormsk. ex Hornem.) S. Wats., *Cerastium beeringianum* Cham. et Schlecht. subsp. *beeringianum* и др.) или несколько западнее его, на полуостровах Гыдан или Ямал (*Arctagrostis arundinacea* (Trin.) Beal, *Roegneria subfibrosa* Tzvel., *Cerastium beeringianum* Cham. et Schlecht. subsp. *bialynickii* (Tolm.) Tolm., *Descurainia sophioides* (Fisch. ex Hook.) O. E. Schulz, *Draba ochroleuca* Bunge, *Thymus reverdattoanus* Serg. и др.). К этой группе отнесены и виды, имеющие западную или северо-западную границу основного ареала на Таймыре или близ него и вновь появляющиеся изолированно на Урале или на крайнем северо-востоке европейской части СССР и не встречающиеся западнее (*Festuca auriculata* Drob., *Carex redowskiana* C. A. Mey., *Salix recurvigemmis* A. Skvorts., *Minuartia verna* (L.) Hiern., *Silene paucifolia* Ledeb., *Saxifraga spinulosa* Adams, *Pedicularis amoena* Adams ex Stev., *Senecio resedifolius* Less. и др.). «Восточные» виды имеют сибирский, азиатский или азиатско-американский тип распространения. Доля этих видов во флорах подзон высокоарктических и арктических тундр варьирует от 18.6 (Ч) до 21.9 % (П), во флорах обеих подзон гипоарктических тундр (где она несколько выше) от 26.5 до 32.2 %, т. е. в целом незначительно, составляя от $^1/_5$ до $^1/_3$ от общего числа видов всей флоры.

Небольшая группа видов, имеющих в пределах Таймыра или несколько восточнее его восточную или северо-восточную границу своего ареала, условно названа «западной» (*Poa alpina* L., *Festuca vivipara* (L.) Smith, *Polygonum bistorta* L. subsp. *bistorta*, *Betula nana* L., *Trollius asiaticus* L., *Potentilla kuznetzovii* (Govor.) Juz., *Castilleja arctica* Kryl. et Serg., *Pedicularis dasyantha* Hadač). Представители этой группы отсутствуют только во флоре П, в остальных флорах их число колеблется от 1.7 (Ч) до 3.8 % (К).

Очень небольшую группу составляют остальные виды, основной ареал которых ограничен междуречьем Енисей—Лена или незначительно переходит эти границы (*Papaver angustifolium* Tolm., *Braya siliquosa* Bunge, *Draba pohlei* Tolm., *Oxytropis arctica* R. Br. subsp. *taimyrensis* Jurtz., *Oxytropis adamsiana* (Trautv.) Jurtz. s. str., *Pinguicula algida* Malysch., *Dendranthema mongolicum* (Ling.) Tzvel.). Сюда же отнесены и немногочисленные эндемики Таймыра: *Puccinella byrrangensis* Tzvel., *Papaver pulvinatum* Tolm. subsp. *pulvinatum*. Эта группа названа условно «среднесибирской». Виды этой группы отсутствуют лишь во флоре Ч. Наибольшее число этих видов во флорах Ш (3.7 %) и А (4.1 %), что, видимо, связано с горным рельефом территории, наименьшее — во флоре П (1.0 %); в остальных флорах 2.3—2.5 %.

Из дендрограммы (рис. 2, *Ia*) видно, что долготная географическая структура всех изученных флор очень сходна — на уровне сходства 88.8 % все они сливаются в одну группу. Все они должны быть отнесены к категории восточносибирских флор по резкому преобладанию в них «восточных» географических элементов над «западными». Присутствие во всех флорах «среднесибирского» элемента, наличие таймырских эндемиков и отсутствие появляющихся восточнее многочисленных строго восточно-сибирских видов (Юрцев, 1966; Юрцев и др., 1978) позволяют выделить среднесибирский (таймырский) вариант в группе восточно-сибирских арктических флор. Из дендрограммы видно также, что на уровне сходства 90 % все флоры распадаются на две группы: арктическую (с включением высокоарктической флоры Ч) и гипоарктическую. Дальнейшее повышение порогового уровня сходства до >90 % приводит к отделению флоры подзоны высокоарктических тундр Ч от флор подзоны арктических тундр П и Д. Общая особенность всех трех флор — ощутимый абсолютный перевес циркумполярных видов над суммой остальных (что особенно резко выражено во флоре Ч), а также ничтожная доля «западных» и «среднесибирских» видов; флора Ч выделяется также минимальной долей «восточных» и «широкораспространенных» видов.

Флоры гипоарктических подзон образуют очень тесную группу при уровне сходства >94 % (сходство флор Т и М составляет 99 %) и отличаются от флор первой группы более низкой долей циркумполярных видов (42.3—45.0 %) и увеличением доли «восточных», «западных», и «среднесибирских» групп (т. е. групп видов с более узким долготным распространением). Однако в пределах этой группы расположение флор отклоняется от такового в обычном зональном ряду, что хорошо видно из оптимального дендрита (рис. 2, *II*). Связующую

роль в структуре сходства таймырских флор по соотношению долготных групп выполняет флора К, в которой повышена доля «широкораспространенных» видов (как и во флоре Д из арктической группы флор) и соответственно сокращена доля западных. Скорее всего это объясняется равнинным характером территории данной флоры.

Все изученные нами таймырские флоры характеризует общий высокий уровень сходства по их географической структуре. Решающим фактором дифференциации флор по их широтной и долготной структуре является зональное положение флоры. Доля криофитов почти во всех изученных флорах существенно выше по сравнению с их зональными аналогами на востоке Большеземельской тундры и на Чукотке, что можно объяснить выдвинутостью Таймырского полуострова к северу и повышенной основностью почв. По всем этим признакам, а также по характерному сочетанию долготных элементов исследуемые нами флоры можно выделить в среднесибирский (таймырский) вариант восточносибирских арктических флор.

Благодарю Б. А. Юрцева за постоянную научную помощь и дружеское внимание при написании этой и двух предшествующих статей, посвященных сравнительному анализу флор Таймыра.

ЛИТЕРАТУРА

Заславская Т. М. Изучение флор Анюйского нагорья (Западная Чукотка). — Бот. журн., 1982, т. 67, № 2, с. 185—195. — *Петровский В. В., Заславская Т. М.* К флоре правобережья р. Колымы близ ее устья. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 5, с. 662—673. — *Ребристая О. В.* Флора востока Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1977. 334 с. — *Соколова М. В.* Опыт количественного сравнения восьми конкретных флор Таймыра. — Бот. журн., 1984а, т. 69, № 2, с. 211—217. — *Соколова М. В.* Количественное сравнение восьми конкретных флор Таймыра по их таксономической структуре. — Бот. журн., 1984б, т. 69, № 6, с. 840—849. — *Толмачев А. И.* Флора центральной части Восточного Таймыра, ч.1. Тр. Полярн. комис. АН СССР, вып. 8. Л.: Изд-во АН СССР, 1932, с. 1—126. — *Филин В. Р., Юрцев Б. А.* Сосудистые растения острова Айон (Чаунская губа). — В кн.: Растения севера Сибири и Дальнего Востока. М.; Л.: Наука, 1966, с. 44—57. — *Юрцев Б. А.* Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. Комаровские чтения XIX. М.; Л.: Наука, 1966. 94 с. — *Юрцев Б. А.* Распределение криофитов во флорах Чукотской тундры. — В кн.: Биологические проблемы Севера. IX симп. Тез. докл., ч. 1, 1981. Сыктывкар: Изд-во Коми филиала АН СССР, с. 50. — *Юрцев Б. А., Сёмкин Б. И.* Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 12, с. 1706—1718. — *Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В.* Флористическое ограничение и разделение Арктики. — В кн.: Арктическая флористическая область. Л.: Наука, 1978, с. 9—104.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 28 VII 1983.

УДК 581.132 : 582.751.1 : (582.632.2+582.632.2)

Бот. журн., т. 70, № 9

Т. К. Горышина, Р. М. Драшкович, Т. М. Киселева

О ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОМ АППАРАТЕ КИСЛИЦЫ ОБЫКНОВЕННОЙ *OXALIS ACETOSELLA* (*OXALIDACEAE*) В БУКОВОМ И ЕЛОВОМ ЛЕСАХ

T. K. GORYSHINA, R. M. DRASKOVITS, T. M. KISELYOVA.

ON THE PHOTOSYNTHETIC APPARATUS OF *OXALIS ACETOSELLA* (*OXALIDACEAE*) IN BEECH AND SPRUCE FORESTS

Размеры клеток мезофилла, число хлоропластов в клетке и листе, содержание хлорофилла в листе и хлоропласте, интенсивность фотосинтеза сравнивали у разных сезонных генераций листьев *Oxalis acetosella* в буковом лесу (ВНР) и ельнике (Ленинградская обл.). Соответственно сезонной динамике освещенности листья весенних побегов кислицы обыкновенной в буковом лесу имеют световые черты структуры, содержат меньше пигментов, интен-

сильнее фотосинтезируют, чем листья летней генерации, обладающие типично теневыми признаками. Это явление напоминает хорошо известные различия (также отражающие смену освещенности) у сезонно-гетерофилльных видов медуницы неясной и сныти обыкновенной в дубовых лесах, хотя у *O. acetosella* отсутствует морфологически выраженная гетерофиллия. В еловом лесу при постоянном глубоком затенении как весенние, так и летние листья *O. acetosella* имеют теневые характеристики фотосинтетического аппарата.

Кислица обыкновенная *Oxalis acetosella* L. в пределах своего обширного ареала занимает различные фитоценотические позиции. В Восточной Европе она — спутник ели, доминант травяного покрова еловых и смешанных лесов, где произрастает в условиях эколого-фитоценотического оптимума (Носова, Ставрова, 1976). В отечественной литературе (научной, учебной, научно-популярной) кислица обыкновенная обычно приводится в качестве классического примера весьма теневыносливого растения хвойных лесов, круглый год растущего в глубокой тени. В Центральной и Западной Европе *O. acetosella* растет как в хвойных и смешанных, так и в лиственных лесах, где нередко входит в число доминантов травяного покрова (например, в буковых, дубовых и ясенево-черноольховых лесах). Эти районы также можно отнести к области оптимума вида (Носова, Ставрова, 1976). В листопадных лесах кислица обыкновенная растет при резкопеременном световом режиме. Весной ее листья развиваются и функционируют при сильной освещенности. Сплошной покров из ярко освещенной *O. acetosella* в необлиственном буковом лесу представляет для исследователей восточно-европейских лесов весьма необычную картину. Особенно интересно, что яркий свет в это время не вызывает складывания листьев, характерного для этого растения из хвойных лесов и проанализированного с точки зрения физиологического механизма (Генкель, 1970). Летом в лиственных лесах листья кислицы обыкновенной находятся в столь же сильном затенении, как и в хвойных лесах. Очевидно, следует ожидать существенных различий в структурных и функциональных признаках фотосинтетического аппарата у представителей этого вида из хвойных и лиственных лесов. Выяснение таких различий и было целью настоящей работы, выполненной по плану творческого содружества между Ленинградским государственным университетом им. А. А. Жданова (ЛГУ) и Будапештским университетом им. Э. Лоранда.

Материал и методика

Работа проведена в 1977—1981 гг. в следующих районах: в буковом лесу урочища Баконь (близ г. Веспрем в западной части ВНР); ассоциация Fagetum melitti (выделена по системе Браун-Бланке), возраст древостоя около 100 лет; в травяном покрове хорошо выражена смена сезонных синузий: весной доминируют *Anemone ranunculoides*, *Corydalis cava*, *Oxalis acetosella*, *Dentaria enneaphyllos*, летом — *Oxalis acetosella*, *Asperula odorata*, *Carex pilosa*; в еловых лесах — в Карташевском лесничестве Ленинградской обл.; ассоциация Piceetum oxalidosum, древостой 80—100 лет, в травяном покрове в течение всего лета доминирует *Oxalis acetosella*, обильны также *Majanthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Pirola rotundifolia* и другие, и в парке Биологического научно-исследовательского института ЛГУ в Старом Петергофе, в окрестностях Ленинграда (фрагменты ассоциации Piceetum myrtillo-oxalidosum с большим обилием *Oxalis acetosella*, *Vaccinium myrtillus*, *Majanthemum bifolium* и др.). В течение вегетационного сезона под пологом леса и на открытых местах люксметром определяли освещенность. Для выяснения сезонной динамики развития листьев у маркированных растений регистрировали сроки появления каждого листа. На препаратах из свежих и фиксированных листьев измеряли размеры клеток мезофилла листа, подсчитывали число хлоропластов в клетках палисадной и губчатой тканей с последующим пересчетом на 1 см^2 листа. Содержание хлорофилла в листьях определяли спектрофотометрическим методом (Šestak, 1971). Потенциальную интенсивность фотосинтеза при 1%-ном содержании CO_2 в воздухе измеряли в естественных местообитаниях радиометрическим методом (Sárvári e. a., 1976), представляющим собой видоизменение метода В.Л. Вознесенского с соавторами (1965), при температуре воздуха 18—20 °C и экспозиции 1 мин.

Результаты и обсуждение

Oxalis acetosella характеризуется феноритмотипом летне-зимнезеленых растений, у которых несколько генерацнй листьев в год перекрывают друг друга и обеспечивают кажущуюся вечнозеленость (Малышева, 1973). Регистрация сроков появления листьев позволила установить, что в буковом лесу в Венгрии *O. acetosella* имеет три сезонные генерации листьев, появление которых разделено во времени четкими промежутками (см. рисунок, *1*, *А*). Весенняя генерация появляется в конце марта, летняя — в течение мая и осенняя — в конце августа. Первая генерация развивается, достигает взрослого состояния и начинает функционировать при высокой освещенности до облиствения леса, а две последующие — в затенении (см. рисунок, *2*, *А*).

В еловых лесах картина несколько иная. В ельниках Калининской обл., по наблюдениям Г. С. Малышевой (1973), кислица обыкновенная также дает три генерации листьев, но с более поздними сроками появления (первая в мае, вторая в конце июня—начале июля и третья — осенью) и более медленным ростом. К. Ф. Старостина (1981) для этого же района отмечает развертывание листьев нескольких генераций непрерывно в течение всего вегетационного сезона. Три генерации листьев описаны у этого вида в ельниках Московской обл. (Шорина, 1983).

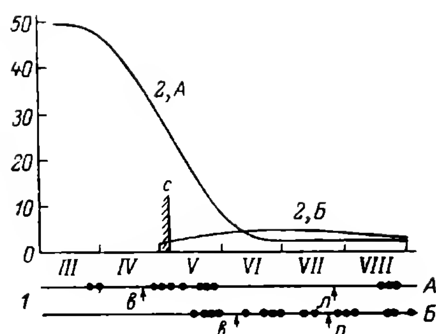
Некоторые количественные характеристики фотосинтетического аппарата листьев разных сезонных генераций у *Oxalis acetosella* в буковом и еловом лесах

Местообитание	Генерация листьев	Число клеток мезофилла, млн · $см^{-2}$	Размеры клетки (п)			Длина клетки (г), мкм	Число хлоропластов			Содержание хлорофилла, мг	
			диаметр, мкм	длина, мкм	объем, 10^4 мкм^3		в клетке, шт		в листе, млн · $см^{-2}$	в 1 дм^2 листа	в 10^9 хлоропластах
							п	г			
Буковый лес	Весенняя	4.8	21.9	39.5	1.2	45.9	18.6	29.3	9.9	1.0	1.0
(ВНР)	Летняя	2.5	21.8	28.5	0.8	70.8	18.2	31.5	5.2	2.1	4.1
Еловый лес	Весенняя	1.6	20.9	21.8	0.6	58.1	28.6		4.6	1.8	3.9
(СССР)	Летняя	1.5	21.6	22.0	0.5	54.4	30.0		4.5	2.1	4.7

Примечание. п — палисадная ткань, г — губчатая ткань.

В еловом лесу Ленинградской обл. сезонные генерации листьев у *O. acetosella* выражены нечетко. Как видно на рисунке (*1*, *Б*), новые листья появляются практически в течение всего лета с небольшими перерывами, совпадающими с сильными похолоданиями (в июне) или длительным отсутствием дождей (в августе). В течение всего вегетационного периода в ельнике листья *O. acetosella* любого срока появления, в том числе и весенние, существуют при очень низкой относительной освещенности — порядка 1—2 % от освещенности на открытом месте (см. рисунок, *1*, *2*, *Б*).

Сравнительное исследование строения листа *O. acetosella* показывает, что в буковом лесу у разных сезонных генераций оно заметно различается. Благодаря высокой освещенности весенние листья имеют ряд черт, характерных для листьев со световой структурой (см. таблицу). Их мезофилл четко дифференцирован на палисадную и губчатую ткани, клетки палисадной паренхимы удлиненные (отношение длины к диаметру около 2), клетки губчатой ткани заметно мельче, чем в летних листьях, в связи с этим общее число клеток в единице площади весенних листьев больше. Это служит причиной большей насыщенности весенних листьев хлоропластами, так как по числу пластид в клетке они не отличаются от летних. Примечательна и такая «световая» характеристика весенних листьев, как малое содержание хлорофилла: в листе — в 2 раза, а в хлоропласте — в 4 раза меньше, чем у летних листьев. В литературе отмечена бóльшая густота жилкования весенних листьев кислицы обыкновенной по сравнению с летними в лиственном (ясенево-ольховом) лесу Беловежской пущи (Uziak, 1952).



Динамика появления листьев *Oxalis acetosella* (*1*) на фоне сезонного изменения освещенности под пологом леса (*2*).

А — в буковом лесу (Баконь, ВНР), *Б* — в еловом лесу (Старый Петергоф, Ленинградская обл.). *На оси абсцисс* — месяцы; *на оси ординат* — относительная освещенность, проценты от освещенности на открытом месте; с — дата схода снегового покрова в ельнике. *Точки* означают сроки появления новых листьев, *стрелки* — сроки взятия проб взрослых листьев: *в* — весенних, *л* — летних.

В еловом лесу, напротив, в связи с постоянным затенением нет никаких различий в строении весенних и летних листьев. Как видно из таблицы, те и другие имеют «теневые» признаки, в ряде случаев довольно близкие к характеристикам летних листьев в буковом лесу. Особое внимание следует обратить на сходство таких существенных для фотосинтеза показателей, как число пластид в 1 $см^2$ листа и содержание хлорофилла. В течение всего лета характеристики пластидного аппарата листьев кислицы обыкновенной в ельнике остаются стабильными, на что одна из нас обращала внимание ранее (Киселева, 1979). Показано также, что в хвойном лесу Беловежской пущи (сосняке чернично-брусничном) в отличие от того, что наблюдается в лиственном лесу, густота жилкования листьев *O. acetosella* не изменяется в течение вегетационного сезона (Uziak, 1952).

Можно предположить, что более световой структуре весенних листьев в буковом лесу соответствует и бо́льшая функциональная активность (как это неоднократно было показано для других видов). Действительно, сравнительные измерения потенциальной интенсивности фотосинтеза при слабой освещенности (1—2 клк) и температуре 18—20° обнаружили у весенних листьев более высокую интенсивность фотосинтеза (6—7 мг $CO_2 \cdot дм^{-2} \cdot ч^{-1}$), чем у летних (1—3 мг). При освещенности 20—30 клк, обычной в буковом лесу весной, интенсивность поглощения ^{14}C весенними листьями возрастает в 2—2.5 раза (Draskovits, 1978—1979), что дает возможность предположить у них в это время потенциальную интенсивность фотосинтеза порядка 20 мг $CO_2 \cdot дм^{-2} \cdot ч^{-1}$ и высокую величину светового насыщения фотосинтеза.

В еловых лесах на фоне постоянного затенения фотосинтез остается одинаково низким у листьев как весенней, так и последующих летних генераций; мало меняется и уровень насыщающей освещенности видимого фотосинтеза — от 3—4 до 6 клк (Старостина, 1981, 1983).

Бо́льшая интенсивность фотосинтеза у весенних листьев кислицы обыкновенной в буковом лесу тесно коррелирует с большей насыщенностью единицы листовой поверхности хлоропластами. При этом, как показывают расчеты, фотосинтетическая активность одного хлоропласта (при одинаковой освещенности) у весенних листьев в 1.5 раза выше, чем у летних. Поскольку хлоропласты весенних листьев содержат значительно меньше хлорофилла (см. таблицу), фотосинтетическая активность единицы хлорофилла (ассимиляционное число) у них гораздо выше, чем у теневых летних листьев. Это подтверждает закономерность, неоднократно отмеченную в литературе — бо́льшую величину ассимиляционных чисел у световых растений.

Более световая структура и бо́льшая функциональная активность весенних листьев кислицы обыкновенной в сочетании с возможностью использования весеннего освещения для интенсивного фотосинтеза должны способствовать увеличению продуктивности и фитомассы популяций этого вида в лиственных лесах. Действительно, на участках венгерского букового леса с господством *O. acetosella* надземная (сухая) фитомасса травяного покрова в середине лета составляла 6.4, а в ельниках Старого Петергофа — всего 1.5 ц/га; близкая цифра приводится для ельников-кисличников Беловежской пущи — 1.9 ц/га (Стрелков, Мартысевич, 1974).

Полученные данные свидетельствуют о том, что в листопадном лесу в условиях сезонной смены освещенности у *O. acetosella* формируются сезонные генерации листьев, различные по структуре ассимиляционного аппарата, содержанию хлорофилла, фотосинтетической способности, причем эти различия носят

адаптивный характер, соответствующий уровню освещенности в ту или иную сезонную фазу. Такая сезонная дифференциация фотосинтетического аппарата, отражающая смену освещенности, хорошо известна для некоторых дубравных травянистых видов с сезонной гетерофиллией — медуницы неясной *Pulmonaria obscura* и сныти обыкновенной *Aegopodium podagraria*. У весенних листьев этих видов толще пластинка, гуще жилкование, мельче клетки мезофилла, значительно больше хлоропластов в 1 см² листа, меньше хлорофилла в листе и хлоропласте; меньшие парциальный объем мембран в хлоропластах и число тилакоидов в гранах (Горышина, 1975, 1979; Горышина, Лаверычева, 1980). У *O. acetosella* нет морфологически выраженной гетерофиллии весенних и летних побегов, но, как было показано, существуют четкие анатомо-физиологические сезонные различия листьев.

В хвойных лесах разные сезонные генерации листьев кислицы обыкновенной всегда имеют теневой характер фотосинтетического аппарата соответственно постоянному затенению. Именно к ценопопуляциям *O. acetosella* из еловых лесов в наибольшей степени применим сложившийся в литературе «образ» этого вида как одного из наиболее теневыносливых травянистых растений.

ЛИТЕРАТУРА

Вознесенский В. Л., Заленский О. В., Семихатова О. А. Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. М.; Л.: Наука, 1965. 305 с. — *Генкель П. А.* О некоторых причинах ритмических движений листьев кислицы *Oxalis acetosella*. — В кн.: Физиология и биохимия здорового и больного растения. М.: Наука, 1970, с. 37—45. — *Горышина Т. К.* Экология травянистых растений лесостепной дубравы. Л.: Изд-во ЛГУ, 1975. 126 с. — *Горышина Т. К.* О некоторых структурно-функциональных характеристиках ассимиляционного аппарата листа у растений лесостепной дубравы. II. Сезонная динамика пластидного аппарата в травяном покрове. — Бот. журн., 1979, т. 64, № 4, с. 331—340. — *Горышина Т. К., Лаверычева И. Г.* Об ультраструктуре хлоропластов в весенних и летних листьях двух травянистых видов лесостепной дубравы в связи с сезонной динамикой светового режима. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 9, с. 1150—1156. — *Киселева Т. М.* Сезонная динамика пластидного аппарата и пигментов у некоторых растений елового леса. — Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1979, вып. 9, с. 28—33. — *Малышева Г. С.* О феноритмотипах ельников южной тайги. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 3, с. 369—377. — *Носова Л. М., Ставрова Н. И.* Особенности географического распространения и эколого-фитоценотической приуроченности *Oxalis acetosella* L. и *Carex pilosa* Scop. — В кн.: Междунар. география-76. Т. 12. М.: Наука, 1976, с. 63—65. — *Старостина К. Ф.* О зависимости фотосинтеза *Oxalis acetosella* (*Oxalidaceae*) от фитоценотических условий произрастания. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 6, с. 859—865. — *Старостина К. Ф.* Особенности фотосинтеза бореальных кустарничков и трав в ельнике кисличнощитовниковом. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 6, с. 770—778. — *Стрелков А. З., Мартысевич В. В.* Продуктивность живого напочвенного покрова в основных фитоценозах Беловежской пущи. — В кн.: Беловежская пуща. Минск: Ураджай, 1974, вып. 8, с. 41—47. — *Шорина Н. И.* Особенности побегообразования *Oxalis acetosella* (*Oxalidaceae*) в онтогенезе. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 7, с. 896—907. — *Draskovits R. M.* Photosynthetic capacity of species in a beechwood. I. Early spring geophyta. — An. Univ. Sci. Budapest., Sect. biol., 1978—1979, vol. 20—21, p. 67—71. — *Sárvári E., Halász G., Nyitrai P., Lang F.* Effect pf lincocin treatment on the greening process in bean (*Phaseolus vulgaris*) leaves. — Physiol. Plant., 1976, vol. 36, N 4, p. 187—192. — *Šestak Z.* Determination of chlorophyll *a* and *b*. — In: Plant photosynthetic production / Ed. by Šestak Z., Catsky J., Jarvis P. The Hague, 1971, p. 672—701. — *Uziak Z.* The observation on the innervation of leaves of *Oxalis acetosella* L. in the background of pine forest. — An. Univ. M. Curie-Sklodovska, Sect. C, 1952, vol. 6, N 7, p. 51—59.

Ленинградский государственный университет,
Будапештский университет им. Этвеша Лоранда.

Получено 27 VI 1983.

УДК 58.12 : 581.44 : 582.912.4 Бот. журн., т. 70, № 9

Р. М. Евдокимова

РОСТ И ИНТЕНСИВНОСТЬ ДЫХАНИЯ ПОБЕГОВ *OXYCOCCUS PALUSTRIS* (*ERICACEAE*)

R. M. EVDOKIMOVA. THE GROWTH AND RESPIRATION INTENSITY OF THE SHOOTS OF *OXYCOCCUS PALUSTRIS* (*ERICACEAE*)

Стелющиеся и приподнимающиеся побеги *Oxycoccus palustris* существенно различаются по темпам роста и интенсивности дыхания. Рост и дыхание зависят от места произрастания растений. На олиготрофном болоте самые высокие темпы роста и интенсивность дыхания имеют приподнимающиеся, а на мезотрофном — стелющиеся побеги. Повышение урожая ягод в значительной степени связано с темпами роста и дыхательного процесса приподнимающихся побегов.

Дыхательный процесс у *Oxycoccus palustris* Pers. остается пока слабо изученным. Есть единичные данные о том, что интенсивность дыхания листьев клюквы болотной меняется в зависимости от места обитания (Потаевич, Кучко, 1980). Вместе с тем большое внимание уделяется вопросам образования биомассы растений в зависимости от типа болот, географического положения местообитания (Горбунов, 1973; Буткус и др., 1976), а также взаимосвязи биомассы и урожая ягод (Черкасов и др., 1981). Однако механизм взаимосвязи между накоплением биомассы вегетативных органов и образованием урожая очень сложен и в значительной мере зависит от дыхания растений. Ряд исследователей (Семихатова, 1980; Куперман, Хитрово, 1980) связывают повышение продуктивности растений с управлением дыхательным газообменом. Установлено, что ассимиляты в дыхании затрачиваются как на прирост биомассы, так и на поддержание структур. В связи с этим представляет интерес изучение дыхательного процесса в стелющихся и приподнимающихся побегах *O. palustris*, различающихся различными темпами роста.

В задачу настоящей работы входило изучение дыхательного газообмена и роста стелющихся и приподнимающихся побегов. Объектом изучения был *Oxycoccus palustris*, растущий на болоте Жирятинское Судиславского р-на Костромской обл. в двух ассоциациях, описанных нами ранее (Евдокимова, Жадова, 1983). Работу проводили в 1978—1980 гг.; на олиготрофной и мезотрофной частях болота в фазы бутонизации, цветения и созревания ягод отбирали по 50 стелющихся и приподнимающихся побегов и измеряли их длину. Пробы побегов перевозили в холодильной установке со всеми предосторожностями, предотвращающими потерю воды растениями. Интенсивность дыхания определяли у листьев, взятых с 30 побегов каждой пробы. Листья тщательно перемешивали в каждой пробе и из них готовили навески (3—4) по 1 г каждая. Определение интенсивности дыхания проводили в аппарате Варбурга по количеству поглощенного O_2 (Гавриленко и др., 1975) при температуре 25 °С в течение 2 ч. Опыты проводили ежедневно в течение 4 дней. Пребывание материала до 4 сут в холодильнике не отразилось на его дыхательной способности. Оставшиеся 20 побегов высушивали для определения сухой массы. В табл. 1 приведены данные по росту побегов и урожаю ягод за 1980 г. В другие годы получены сходные результаты.

Из табл. 1 видно, что на мезотрофной части болота по сравнению с олиготрофной побеги длиннее: у стелющихся на 1—2, у приподнимающихся — на 2 см. Вместе с тем темпы роста стелющихся и приподнимающихся побегов различны и зависят от места обитания растений. Так, в фазу бутонизации на олиготрофной части болота разница в длине стелющихся и приподнимающихся побегов составила 6, а на мезотрофной — 5 см; в фазу цветения — в обоих местообитаниях 6 см. Таким образом, на олиготрофной части болота по сравнению с мезотрофной быстрее растут приподнимающиеся побеги. Стелющиеся побеги, наоборот, на мезотрофной части болота растут быстрее, чем на олиготрофной. Аналогичная закономерность в росте стелющихся и приподнимающихся побегов отмечена Л. И. Тумановой (1977).

ТАБЛИЦА 1

Рост побегов и урожай ягод *O. palustris* на разных частях болота

Показатели роста	Олиготрофная часть		Мезотрофная часть	
	стелющиеся	приподнимающиеся	стелющиеся	приподнимающиеся
Длина побегов, см	17±0.5 / 18±0.4	11±0.3 / 12±0.2	18±0.5 / 20±0.6	13±0.4 / 14±0.5
Число листьев на побеге	10±0.3 / 15±0.2	4±0.1 / 6±0.3	15±0.4 / 17±0.6	9±0.1 / 9±0.5
Накопление сухой массы, г/м² сут	3.9±0.09 / 4.5±0.1	4.1±0.1 / 4.5±0.3	4.6±0.2 / 6.6±0.1	4.4±0.09 / 4.5±0.2
Урожай ягод, г/м²	14.6±0.6		15.0±0.5	

Примечание. Числитель — фаза бутонизации, знаменатель — фаза цветения.

Стелющиеся и приподнимающиеся побеги различаются не только длиной и темпами роста, но и числом листьев. Образование новых листьев в процессе роста побегов связано с особенностями произрастания растений. На мезотрофной части болота число листьев на побегах всегда больше, чем на олиготрофной. На стелющихся побегах по сравнению с приподнимающимися листьев всегда больше. Однако между стелющимися и приподнимающимися побегами на разных частях болота отмечено неодинаковое соотношение в количестве листьев. Так, на олиготрофной части болота у стелющихся побегов листьев больше в 2.0—2.5 раза, чем у приподнимающихся, а на мезотрофной — в 1.5. Возможно, что связь между темпами роста побега и числом листьев на нем имеет, кроме генетической, и трофическую причину, обусловленную местом обитания. По нашим данным, между бутонизацией и цветением у побегов на олиготрофной части болота ниже темпы роста, чем на мезотрофной, а листьев у них образуется больше. Видимо, различные изменения в соотношении между длиной побега и числом листьев на нем существенно сказываются на накоплении биомассы и образовании ягод.

В наших исследованиях установлено, что на олиготрофной части болота нет существенных различий в количестве биомассы между стелющимися и приподнимающимися побегами. На мезотрофной части болота стелющиеся побеги содержат больше сухого вещества по сравнению с приподнимающимися. Так, в фазу цветения у стелющихся побегов накопление сухого вещества составляет 6.6 г/м² за сутки, а у приподнимающихся — 4.5. Прирост биомассы между фазами бутонизации и цветения составил у стелющихся побегов на мезотрофной части болота 2.0, а на олиготрофной — 0.6 г/м² за сутки. У приподнимающихся побегов на обеих частях болота идет одинаковое накопление сухого вещества, которое составляет 0.1 г/м² за сутки. Мы склонны полагать, что в формировании урожая ягод более существенную роль играют приподнимающиеся побеги. По нашим данным, урожай ягод был сходным — 14.6 и 15.0 г/м² на олиготрофной и мезотрофной частях болота. Свои предположения мы проверили изучением дыхательного процесса, поскольку известно, что в формировании урожая он играет существенную роль. Результаты изучения интенсивности дыхания листьев стелющихся и приподнимающихся побегов представлены в табл. 2.

Из приведенных данных видно, что интенсивность дыхания стелющихся и приподнимающихся побегов изменяется однотипно, достигая максимума в фазу цветения и уменьшаясь в фазу созревания ягод. Отмечено, что листья стелющихся побегов имеют самую высокую интенсивность дыхания на мезотрофной части болота. Она остается очень высокой даже в фазе созревания ягод, почти на уровне дыхания побегов в фазу бутонизации на олиготрофной части болота. Вместе с тем интенсивность дыхания листьев приподнимающихся побегов на мезотрофной части более низкая: она в 2 раза меньше, чем интенсив-

ТАБЛИЦА 2

Динамика интенсивности дыхания листьев при 25 °C стелющихся и приподнимающихся побегов *O. palustris* на олиготрофной и мезотрофной частях болота (1980 г.)

Побеги	Поглощение O_2 в мкл/г сыр. массы · ч					
	олиготрофная часть			мезотрофная часть		
	1	2	3	1	2	3
Стелющиеся	410	505	310	500	685	400
Приподнимающиеся	500	490	215	245	315	230

Примечание. 1 — фаза бутонизации, 2 — фаза цветения, 3 — фаза созревания ягод.

ность дыхания листьев стелющихся побегов. Отмеченная закономерность, возможно, связана с различным набором гормонов в стеблях и их активностью. Мы полагаем также, что стелющиеся побеги на мезотрофной части болота выполняют функцию аттрагирующих центров в связи с высокой интенсивностью дыхания. Это способствует усиленному росту побегов благодаря интенсивному притоку питательных веществ. На олиготрофной части болота стелющиеся и приподнимающиеся побеги незначительно различаются между собой по интенсивности дыхания листьев. Возможно, это является одной из причин выравнивания урожая ягод на мезотрофной и олиготрофной частях болота.

Высокая интенсивность дыхания листьев и наибольшее накопление биомассы у стелющихся побегов на мезотрофной части болота ставят вопрос о «вкладе» этих побегов в урожай ягод. Исследуя интенсивность дыхания, мы провели опыты с воздействием разобщающих ядов. Для этого одну группу побегов инфильтрировали водой, а другую — 2.5 ДНФ ($1 \cdot 10^{-4}$ *M*) при pH 6.0. После 30-минутного погружения побеги быстро ополаскивали и обсушивали фильтровальной бумагой, а затем помещали в сосудики аппарата Варбурга. Результаты измерений представлены в табл. 3.

ТАБЛИЦА 3

Интенсивность дыхания листьев побегов *O. palustris* в зависимости от обработки ДНФ (1980 г.)

Побеги	Поглощение O_2 в мкл/г сыр. массы · ч			
	олиготрофная часть болота		мезотрофная часть болота	
	H_2O	ДНФ	H_2O	ДНФ
Стелющиеся	600	780	350	245
Приподнимающиеся	450	1000	500	600

Из табл. 3 видно, что ДНФ стимулирует поглощение O_2 у приподнимающихся побегов из обоих местообитаний. Наибольшая интенсивность дыхания листьев у побегов олиготрофной части болота, наименьшая — у побегов на мезотрофной части. Можно сделать вывод, что у побегов олиготрофной части болота окисление и фосфорилирование были сопряжены, т. е. дыхание энергетически эффективно. Снижение интенсивности дыхания под действием ДНФ у листьев стелющихся побегов мезотрофной части болота, возможно, связано с энергетической неэффективностью дыхания. Различная эффективность дыхания листьев стелющихся и приподнимающихся побегов является одной из причин отсутствия разницы в урожае ягод на олиготрофной и мезотрофной частях болота.

Таким образом, наши данные свидетельствуют о том, что стелющиеся и приподнимающиеся побеги *O. palustris* существенно различаются по росту, накоплению биомассы и процессу дыхания. Установлена специфичность этих процессов в зависимости от места обитания растений.

ЛИТЕРАТУРА

Буткус В. Ф., Будрене Д. К., Бальчунене В. А. Распространение важнейших дикорастущих ягодных растений в Литовской ССР и изменение их площадей с 1962 по 1972 г. — Тр. АН ЛитССР, 1976, сер. В, т. 2 (74), с. 10—25. — *Гавриленко В. Ф., Ладыгина М. В., Хандобина Л. Ф.* Большой практикум по физиологии растений. Фотосинтез. Дыхание. М.: Высш. школа, 1975. 392 с. — *Горбунов А. Б.* Биологические особенности клюквы на юге Васюганья: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Новосибирск, 1973. 20 с. — *Евдокимова Р. М., Жадова О. С.* Изучение листовой поверхности *Oxycoccus palustris* (*Ericaceae*). — Бот. журн., 1983, т. 68, № 7, с. 953—957. — *Куперман И. А., Хитрово Е. В.* Дыхательный газообмен как элемент продукционного процесса растений. Новосибирск: Наука, 1977. 181 с. — *Куперман И. А., Хитрово Е. В.* Дыхательный газообмен и продуктивность агрофитоценозов. — Сельскохоз. биол., 1980, т. 15, № 2, с. 278—284. — *Потаевич Е. В., Кучко Л. В.* Физиологические особенности клюквы болотной. — В кн.: Дикорастущие ягодные растения СССР. Тез. докл. на Всес. совещ. «Изучение, заготовка и охрана лесных дикорастущих ягодников». Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1980, с. 134. — *Семихатова О. А.* Роль исследований дыхания в развитии теории фотосинтетической продуктивности растений. — Бот. журн., 1980, т. 67, № 8, с. 1025—1035. — *Туманова Л. И.* К биологии клюквы болотной. — В кн.: Клюква. Материалы к научно-производственному совещанию. Тракай, 20—21 IX 1977. Вильнюс, 1977, с. 77—79. — *Черкасов А. Ф., Буткус В. Ф., Горбунов А. Б.* Клюква. М.: Лесн. пром-сть, 1981. 209 с.

Саратовский педагогический институт. Получено 10 V 1984.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 582.542.1

Е. Б. Алексеев

НОВЫЕ ТАКСОНЫ И ТИПИФИКАЦИЯ ОВСЯНИЦ (*FESTUCA, POACEAE*) БОЛИВИИ

E. B. ALEXEEV. NEW TAXA AND TYPIFICATION OF *FESTUCA* (*POACEAE*) OF BOLIVIA

Описаны 5 новых видов рода *Festuca* из Боливии (*F. cochabambana*, *F. steinbachii*, *F. boliviana*, *F. trollii*, *F. lanifera*), повышен ранг двух разновидностей, выделенных A. Saint-Yves (1927) до видов (*F. villipalea*, *F. soratana*), для боливийского вида *F. fiebrigii* выбран лектотип.

В богатейшем во флористическом отношении регионе Анд в пределах Боливии злаки рода *Festuca* L. изучены недостаточно. Большинство работ по систематике овсяниц этой страны (Pilger, 1898, 1906, 1913; Hackel, 1908) содержат лишь описания новых видов, не сопровождаемые сравнением их с описанными ранее близкими таксонами. Очень подробная критическая обработка овсяниц Южной Америки сделана A. Saint-Yves (1927), однако она основана на весьма скудном материале и не дает исчерпывающих сведений о видовом составе овсяниц этого континента. Значительно меньше данных о видах рода *Festuca* Боливии содержится в работах A. S. Hitchcock (1927) и R. C. Foster (1966), в которых многие виды трактуются неоправданно широко и в обоснование их не вводятся существенные в систематике рода признаки. Приводимые ниже новые таксоны выявлены на основании критической ревизии материала Гербариев Вашингтона (US), Берлина (B), Вены (W), Кью (K), Стокгольма (S) и Ленинграда (LE), в том числе и типового материала по большей части боливийских таксонов рода *Festuca*.

Subgen. *Subulatae* (Tzvel.) E. Alexeev, 1977, Бюлл. Моск. общ. исп. прир., отд. биол., 82, 3 : 96.

Typus: *F. subulata* Trin.

К этому подроду принадлежат широколистные виды, обитающие главным образом в горных лесах Восточной Азии и Америки.

Sect. *Subulatae* Tzvel. 1971, Бот. журн. 56, 9 : 1253.

Typus: *F. subulata* Trin.

F. cochabambana E. Alexeev sp. nov. — *F. ulochaeta* auct. non Nees ex Steud.: Hitchc. 1927, Contr. US Nat. Herb. 24, 8 : 321, quoad pl. Boliv.; Foster, 1966, Rhodora, 68, 773 : 113. — Planta rhizomatosa, innovationibus extravaginalibus praedita. Vaginae foliorum usque ad basin fissae, in fibras longitudinales non solutae, pubescentes. Articulationes vaginali-laminares exauriculatae. Ligulae membranaceae, eciliatae, brevissimae, 0.2—0.7 mm lg. Laminae foliorum virides, planae, 4—7 mm latae, usque ad 30 cm lg., multinerves, utrinque scabrae, supra ecostatae, fasciculis sclerenchymaticis utrinque cum nervis conjunctis, cellulis bulliformibus instructae. Culmi pubescentes, usque ad 120 cm alti, 2—2.5 mm in diam., 3—4-nodes, nodis nudis, nodo superiore supra medium culmi sito. Paniculae diffusae, usque ad 25 cm lg., ramulis scabris, ramificantibus, multispiculatis, usque ad 12 cm lg. Spiculae virides, 4—5-florae, lanceolatae, 9—10 mm lg. Glumae angustilanceolatae, leves, marginibus membranaceae, inferiores uninerves, 1.8—2.2 mm lg., superiores 3-nerves, 2.7—3.2 mm lg. Lemmata angustilanceolata, dorso apice tantum scabriuscula, 5-nervia, 5.5—6.2 mm lg., apice integra, in aristam 6—12 mm lg. producta. Paleae apice bidenticulatae, secus carinas subleves. Antherae 1—1.2 mm lg. Ovarium apice dense hispidulum.

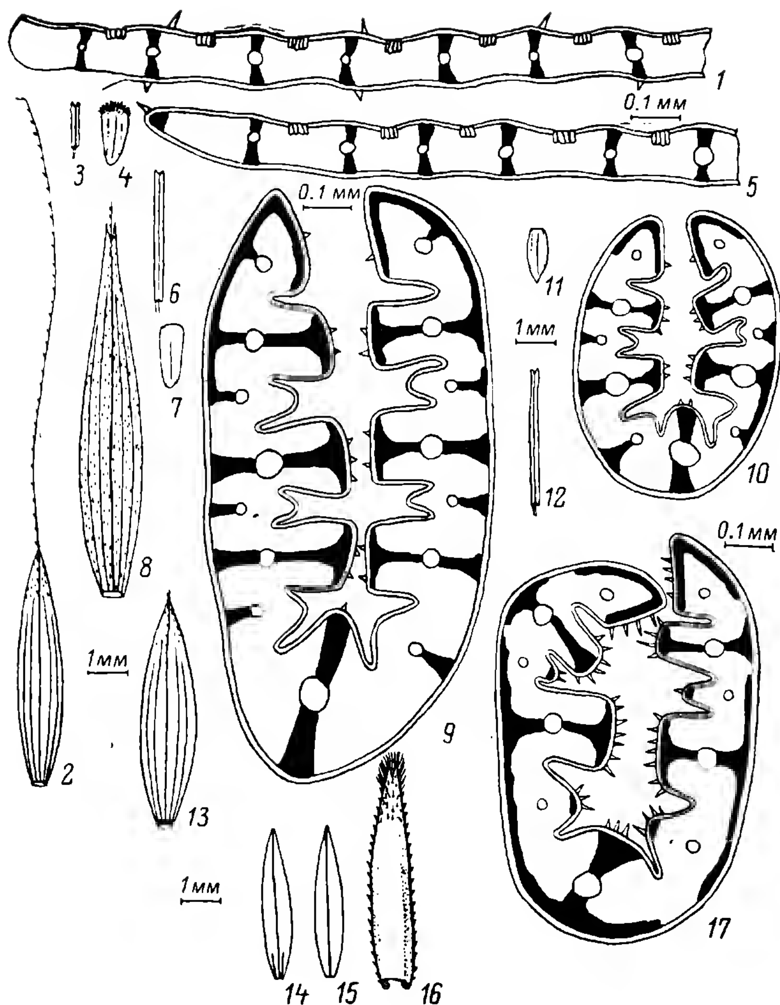


Рис. 1.

1—4 — F. cochabambana; 5—8 — F. steinbachii; 9—13 — F. boliviana; 14—17 — F. villipalea. 1, 5, 9, 10, 17 — схемы анатомического строения пластинок листьев на поперечных срезах; 2, 8, 13 — нижние цветковые чешуи; 3, 6, 12 — тычинки; 4, 7, 11 — завязи; 14, 15 — верхние колосковые чешуи; 16 — верхняя цветковая чешуя.

Caryopsis paleis adhaerens, ventre excavata, macula hilari usque ad $^3/_4$ caryopsidis longitudinis aequante (fig. 1, *1—4*).

T y p u s: Depart. Cochabamba, prov. Chapare, Incachaca, 2300 m, 29 I 1929, n° 8976, J. Steinbach, herb. Bolivianum (S).

A f f i n i t a s. A speciebus proximis — *F. ulochaeta* Nees ex Steud. et *F. flacca* Hack. ex E. Alexeev vaginis foliorum et culmis pubescentibus (nec glabris), ligulis brevioribus (0.2—0.7, nec 1.5—5 mm lg.) differt. A *F. ulochaeta* etiam glumis brevioribus (inferioribus 1.8—2.2, nec 3—6 mm lg., superioribus 2.7—3.2, nec 5—8 mm lg.) differt. A *F. flacca* etiam glumis superioribus 3 (nec 1)-nervibus differt.

Близкие южно-американские виды секции *Subulatae* — *F. ulochaeta*, *F. flacca* и *F. cochabambana* — сходны габитуально, по анатомическому строению пластинок листьев (рис. 1, *1*), длинноостистыми нижними цветковыми чешуями (рис. 1, *2*), мелкими пыльниками (рис. 1, *3*), волосистой завязью (рис. 1, *4*) и другими признаками, но хорошо различаются морфологически и совершенно обособлены географически: *F. ulochaeta* произрастает в Бразилии, *F. flacca* — в Эквадоре, а *F. cochabambana* — в Боливии.

Sect. *Glabricarpae* E. Alexeev, 1982, Бот. журн. 67, 9: 1291.

T y p u s: *F. breviglumis* Swallen.

К этой секции мы относим два центрально-американских и четыре южно-американских вида.

F. steinbachii E. Alexeev sp. nov. — Planta breviter rhizomatosa, innovationibus extravaginalibus praedita. Vaginae foliorum usque ad basin fissae, in fibras longitudinales non solutae, scabrae vel scabriusculae. Articulationes vaginali-laminares exauriculatae. Ligulae brevissime ciliolatae, usque ad 0.7 mm lg. Laminae foliorum virides, planae, usque ad 15 mm latae, 20—30 cm lg., multinerves, utrinque leves, marginibus tantum scabrae, supra ecostatae, fasciculis sclerenchymaticis utrinque cum nervis conjunctis, cellulis bulliformibus instructae. Culmi leves, usque ad 150 cm alti, 4—6 mm in diam., 4—5-nodes, nodis nudis, nedo superiore supra medium culmi sito. Paniculae diffusae, 15—20 cm lg., ramulis scabris, ramificantibus, multispiculatis, usque ad 7 cm lg. Spiculae pallide virides, vulgo 3-florae, late lanceolatae, 11.5—13 mm lg. Glumae angustae, subulato-lanceolatae, leves, coriaceo-membranaceae, inferiores uninerves, 5—5.5 mm lg., superiores 3-nerves, 7—8 mm lg. Lemmata coriaceo-membranacea, lanceolata, dorso scabra, 5-nervia, 9—10 mm lg., apice membranacea, bidenticulata, in aristam 0.5—1.3 mm lg. producta. Paleae apice bidenticulatae, secus carinas usque ad basin scabrae. Antherae 3.3—3.5 mm lg. Ovarium glabrum. Caryopsis non vidi (fig. 1, *5—8*).

T y p u s: Depart. Cochabamba, prov. Chapare. Cejaward bei «La Aduana», 3000 m, 7 III 1929, n° 9533, J. Steinbach, herb. Bolivianum (S).

A f f i n i t a s. A speciebus proximis — *F. caldasii* (Kunth) Kunth (=*F. eminens* Kunth) et *F. presliana* Hitchc. laminis latioribus (usque ad 15, nec usque ad 6—8 mm latis), utrinque levibus (nec scabris) differt. A *F. caldasii* etiam ligulis brevioribus (usque ad 0.7, nec 3—5 mm lg.), spiculis vulgo 3 (nec 6—7)-floris, glumis longioribus (inferioribus 5—5.5, nec 3.5—4 mm lg., superioribus 7—8, nec 4—4.5 mm lg.) spiculis, lemmatibus et antheris brevioribus (spiculis 11.5—13, nec 15—18 mm lg., lemmatibus 9—10, nec 10—13 mm lg., antheris 3.3—3.5, nec usque ad 4 mm lg.) differt. A *F. presliana* etiam lemmatibus aperte 5 (nec 3)-nervibus, aristis brevioribus (0.5—1.3, nec 7—11 mm lg.), antheris longioribus (3.3—3.5, nec 1.8—2.5 mm lg.) differt.

Колумбийский вид *F. presliana*, эквадорский *F. caldasii* и боливийский *F. steinbachii* сходны габитуально, в анатомическом строении пластинок листьев (рис. 1, *5*), крупными двузубчатыми нижними цветковыми чешуями (рис. 1, *8*), крупными пыльниками (рис. 1, *6*) и голой завязью (рис. 1, *7*), но хорошо различаются по указанным признакам и изолированы друг от друга географически.

Subgen. *Festuca*.

T y p u s: *F. ovina* L.

F. boliviana E. Alexeev sp. nov. — Planta dense caespitosa, innovationibus intravaginalibus, vegetativis numerosis praedita. Vaginae foliorum usque ad basin fissae, coriaceae, laete fuscae, leves. Ligulae coriaceo-membranaceae, marginibus brevissime ciliolatae, 0.7—1.3 mm lg. Laminae foliorum glaucae, omnes complicatae, compresso-cylindricae, (0.6) 0.8—1.2 mm in diam., duriusculae, strictae, usque ad 20 cm lg., 11—15-nerves, apice acutae, subtus leves, supra 9—13-costatae, costis lateralibus majoribus rectangularibus et minoribus triangularibus alternantibus, trichomatibus sparsis 0.01—0.02 mm lg., fasciculis sclerenchymaticis subtus discretis et cum nervis omnibus conjunctis, supra cum nervis majoribus conjunctis instructae, cellulis bulliformibus destitutae. Culmi leves, usque ad 100 cm alti, binodes, nodo superiore nudo, usque ad medium culmi sito. Paniculae densae, strictae, 16—22 cm lg., ramulis levibus, glabris, appressis, ramificantibus, usque ad 7 cm lg. Spiculae virides, 3—4-florae, angustilanceolatae, 8—9 mm ig. Glumae leves, apice acutae, coriaceae, inferiores angustilanceolatae, uninerves, 2.5—3 mm lg., superiores lanceolatae, 3-nerves, 3.7—4.7 mm lg. Lemmata lanceolata, dorso usque ad medium scabra, 5-nervia, 5.6—6 mm lg., apice integra, in aristam 0—0.5 mm lg. producta. Paleae secus carinas usque ad medium scabrae. Antherae usque ad 3 mm lg. Ovarium glabrum. Caryopsis paleis adhaerens, ventre profunde excavata, macula hilari caryopsidi fere aequali (fig. 1, *9—13*).

T y p u s: Belivia, Vacas — Cochabamba, VI 1939, n° 769, M. Cardenos, ex herb. L. R. Parodi (US).

A f f i n i t a s. A specie proxima — *F. laetiviridis* Pilg. ligulis marginibus ciliolatis (nec glabris), longioribus (0.7—1.3, nec usque ad 0.8 mm lg.), laminis glaucis (nec viridibus), supra scabris (nec levibus vel sublevibus), ramulis paniculae levibus, glabris (nec pilosis), spiculis 3—4 (nec 5—6)-floris, spiculis, glumis et lemmatibus brevioribus (spiculis 8—9, nec 11—12 mm lg., glumis inferioribus 2.5—3, nec 3.2—4 mm lg., glumis superioribus 3.7—4.7, nec 4.2—5 mm lg., lemmatibus 5.5—6, nec 6.5—7 mm lg.) differt.

Описанный вид по анатомическому строению пластинок листьев (рис. 1, *9*, *10*), прижатыми к оси метелки веточками, почти безостыми нижними цветковыми чешуями (рис. 1, *13*), голой завязью (рис. 1, *11*), крупными пыльниками (рис. 1, *12*) и рядом других признаков сходен с другим уаколистным видом из Боливии *F. laetiviridis* Pilg.

F. villipalea (St.-Yves) E. Alexeev comb. et stat. nov. — *F. dissitiflora* subsp. *loricata* var. *villipalea* St.-Yves, 1927, Candollea, 3 : 250. — *F. scirpifolia* subsp. *buchtienii* f. *laminis planiusculis* Hack. ex St.-Yves, 1927, l. c.: 428, nom. polynom. invalid. — *F. scirpifolia* auct. non (C. Presl) Kunth: Pilg. 1913, Bot. Jahrb. 49, 2 : 189, quoad specim. n° 289. — *F. dolichophylla* auct. non C. Presl: Foster, 1966, l. c.: 114, quoad specim. n° 428 (fig. 1, *14—17*).

S p e c i m i n a e x a m i n a t a. Bolivia: Palca — La Paz, 4300 m, II 1908, n° 289, K. Pflanz (S — isotypus); La Paz, 3670 m, III 1914, n° 428, O. Buchtien, herb. Bolivianum (B — isotypus *F. scirpifolia* subsp. *buchtienii* f. *laminis planiusculis*); La Paz, Ingavi, peninsula de Taraco, Hacienda Chiripa, 27 II—3 III 1934, n° 183, C. Hammarlund (S); Cord. de Tunari, Cochabamba, Morochata, 4200 m, n° 1621, Troll (B).

Эндемичный для боливийских провинций Ла Пас и Кочабамба высокогорный вид. С некоторыми описанными ранее из Боливии видами — *F. stubelii* Pilg. (=*F. buchtienii* Hack.) и *F. fiebrigii* Pilg. — он сходен габитуально, по общему плану анатомического строения пластинок листьев (рис. 1, *17*) и по ряду других признаков, но резко отличается от них совершенно гладкими снаружи пластинками листьев и верхними колосковыми чешуями с одной или лишь в самом основании с тремя жилками (рис. 1, *14*, *15*). Своеобразны и верхние цветковые чешуи *F. villipalea*, имеющие венец из довольно длинных волосков на верхушке (рис. 1, *16*). Цитированный выше типовой экземпляр *F. scirpifolia* subsp. *buchtienii* f. *laminis planiusculis* отличается от типа *F. villipalea* почти плоскими пластинками листьев генеративных побегов, что в данном случае вряд ли существенно и, возможно, связано лишь с экологическими условиями. Описанный из Аргентины вид *F. dissitiflora* Steud. ex Griseb., к которому Saint-Yves (1927) отнес в качестве разновидности типовой образец *F. villipalea*, в принятом этим автором объеме является, несомненно, конгломератом нескольких совершенно обособленных видов. Эти виды мы предполагаем рассмотреть в следующих публикациях по систематике овсяниц Южной Америки.

F. fiebrigii Pilg. 1906, Bot. Jahrb. 37, 5 : 510; St.-Yves, 1927, l. c.: 256, ? excl. specim. n° 2487; Türpe, 1969, Darviniana, 15, 1—2 : 243, ? p. p. — *F. procera* auct. non Kunth: Hitchc. 1927, l. c.: 321, quoad specim n° 3117, 3118; Foster, 1966, l. c.: 113. — *F. dolichophylla* auct. non C. Presl: Hitchc. 1927, l. c.: 324, quoad specim. n° 473 (fig. 2, *1—3*).

S p e c i m i n a e x a m i n a t a. Bolivia: Pinos bei Tarija, 2800 m, 10 III 1904, n° 3118, K. Fiebrig, pl. austroboliviensis (B — lectotypus, selectus hoc loco; K, S — isolectotypi); ibid. et id., n° 3117 (B, K, S — syntypi); La Paz, 27 III 1920, n° 473, E. W. D. Holway, M. M. Holway (US). Peru: Depart. of Cusco, Paso de Tres Cruces, Cerro de Cusilluyoc, open grassy paramo, 3800—3900 m, 3 V 1925, n° 13 845, F. W. Pennell (S). Argentina: prov. de Tucuman: Lara, 3200 m, 28 I 1912, n° 285, Rodriguez (US); Depart. Tafi, Cabrohorco, 12 XI 1944, n° 5, D. Olca (S).

Этот вид распространен в высокогорьях в южной части Перу, Боливии и на севере Аргентины. По анатомическому строению пластинок листьев (рис. 2, *1*) и ряду других признаков он сходен с аргентинским видом *F. hieronymi* Hack., но отличается от него остистыми нижними цветковыми чешуями (рис. 2, *2*) и более широкими пластинками листьев.

F. soratana E. Alexeev nom. et stat. nov. — *F. tectoria* subsp. *mandoniana*

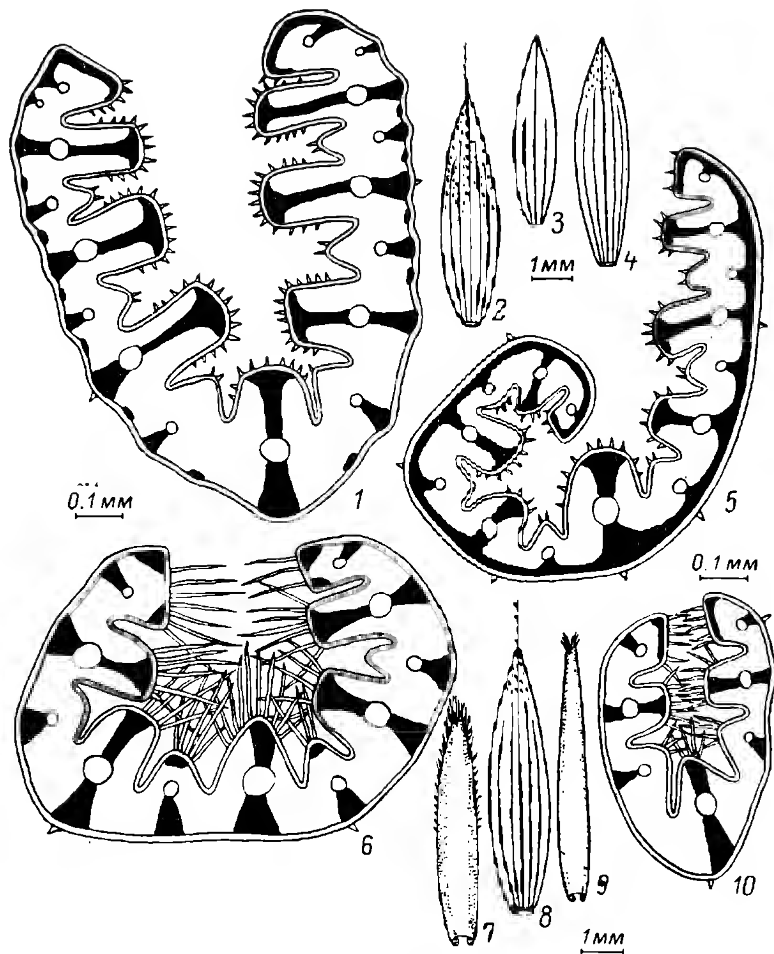


Рис. 2.

1—3 — *F. fiebrigii*; *4, 5* — *F. soratana*; *6—8* — *F. trollii*; *9, 10* — *F. lanifera*. *1, 5, 6, 10* — схемы анатомического строения пластинок листьев на поперечных срезах; *2, 4, 8* — нижние цветковые чешуи; *3* — верхняя колосковая чешуя; *7, 9* — верхние цветковые чешуи.

var. *mutica* St.-Yves, 1927, l. c.: 243, non *F. mutica* (Retz.) Wulf. 1858, in Fenzl et Graf. Fl. Nor. Phaner.: 145. — *F. dolichophylla* auct. quoad specim. n° 3161, non C. Presl: Hitchc. 1927, l. c.: 324; Foster, 1966, l. c.: 114 (fig. 2, *4*, *5*).

Specimina examinata. Bolivia: Viciniis Sorata, Nelatulini prope Millipuya, reg. alpina, 3700—4200 m, VIII 1858—V 1859, n° 3161, G. Mandon, pl. andium Boliviensium (LE — 2 specim., S — 2 specim. — isotypi); Lonca de Pucarita, 3800 m, 3 III 1928, n° 1604, Troll (B).

По анатомическому строению пластинок листьев (рис. 2, *5*) этот вид сходен с предыдущим и многими другими боливийскими овсяницами, но отличается от них резким преобладанием генеративных побегов в дерновине, нитевидными, более или менее извилистыми, нередко поникающими веточками метелки. Последние два признака характерны для перуанского вида *F. tectoria* St.-Yves s. str., от которого *F. soratana* отличается совершенно безостыми нижними цветковыми чешуями (рис. 2, *4*) и шероховатыми (а не волосистыми) сверху пластинками листьев (рис. 2, *5*).

F. trollii E. Alexeev sp. nov. — Planta dense caespitosa, innovationibus intravaginalibus, vegetativis et generativis praedita. Vaginae foliorum usque ad basin fissae, stramineae vel subfuscae, coriaceae, scabriusculae. Ligulae membranaceae, usque ad 0.3 mm lg., marginibus ciliolatae, plus minusve denticulatae. Laminae foliorum virides, omnes complicatae vel culmeorum superiorum tantum planiusculae, subcylindricae, usque ad 1 mm in diam., duriusculae, strictae, usque ad 30 cm lg., 11—13-nerves, apice acutae, subtus scabriusculae, supra albido-

lanatae, 9—11-costatae, costis lateralibus triangularibus et rectangularibus alternantibus, fasciculis sclerenchymaticis subtus discretis, cum nervis omnibus conjunctis, supra cum nervis majoribus conjunctis instructae, cellulis bulliformibus destitutae. Culmi sub paniculis lanati, usque ad 70 cm alti, 2—3-nodes, nodis nudis, nodo superiore usque ad medium culmi sito. Paniculae usque ad 15 cm lg., ramulis lanatis, appressis, ramificantibus, multispiculatis, usque ad 6 cm lg. Spiculae virides vel roseo-virides, lanceolatae, 5-florae, 9.5—11 mm lg. Glumae ambae acutae, marginibus usque ad medium et apice villosae, marginibus membranaceae, inferiores angustilanceolatae, uninerves, 4.5—5 mm lg., superiores lanceolatae, usque ad apicem 3-nerves, 6—6.5 mm lg. Lemmata lanceolata, marginibus membranacea, 5-nervia, 6.7—7 mm lg., apice scabra, integra, in aristam 0.7—1.5 mm lg. producta. Paleae apice bidenticulatae, secus carinas usque ad $^1/_3$ villosae, usque ad $^1/_2$ scabrae. Antherae 3—3.5 mm lg. Ovarium glabrum. Caryopsis non vidi (fig. 2, *6—8*).

Typus: Bolivia, Cerro de Chimore, Matten, 2600 m, 1 II 1928, n° 1083, Troll (B).

Affinitas. A specie proxima — *F. tectoria* St.-Yves laminis foliorum vulgo omnibus complicatis (nec culmeorum planis), paniculis brevioribus (usque ad 15, nec usque ad 25 cm lg.), aristis longioribus (usque ad 1.5, nec usque ad 0.8 mm lg.), paleis secus carinas usque ad $^1/_3$ villosis et usque ad $^1/_2$ (nec usque ad basin) scabris differt.

Описанный вид сходен с перуанским *F. tectoria* габитуально, густоволосистыми сверху пластинками листьев (рис. 2, *6*) и другими признаками, но отличается от него обычно сложенными пластинками листьев генеративных побегов, более короткими метелками, отчетливо остистыми нижними цветковыми чешуями (рис. 2, *8*) и опушением килей верхней цветковой чешуи (рис. 2, *7*).

F. lanifera E. Alexeev sp. nov. — Planta dense caespitosa, innovationibus intravaginalibus, vegetativis numerosis praedita. Vaginae foliorum usque ad basin fissae, in fibras longitudinales non solutae, scabrae. Ligulae brevissimae, usque ad 0.2 mm lg., dense ciliatae. Laminae foliorum glauco-pruinosae, omnes complicatae, 0.55—0.65 mm in diam., usque ad 6—12 cm lg., 7-nerves, subtus scabrae, supra 5-costatae, trichomatibus densis usque ad 0.08—0.1 mm lg., fasciculis sclerenchymaticis cum nervis majoribus utrinque conjunctis, cum nervis minoribus subtus tantum conjunctis instructae, cellulis bulliformibus destitutae. Culmi leves, usque ad 25 cm alti, usque ad 1 mm in diam., nodo unico occultato, basi approximato. Paniculae angustae, 7—9 cm lg., ramulis lanatis, appressis, inferioribus tantum ramificantibus, 0.5—3 cm lg. Spiculae variegatae, griseo-virides, 4-florae, lanceolatae, 8.5—10.5 mm lg. Glumae angustilanceolatae, apice scabrae, acutae, coriaceomembranaceae, inferiores uninerves, 5—5.2 mm lg., superiores 3-nerves, 6.5—7 mm lg. Lemmata coriaceo-membranacea, lanceolata, dorso apice scabra, 5-nervia, 7—7.5 mm lg., apice in mucronem usque ad 0.5—1 mm lg. producta. Paleae apice bidenticulatae, denticulis pilosis, secus carinas leves. Antherae usque ad 2 mm lg. Ovarium glabrum. Caryopsis non vidi (fig. 2, *9*, *10*).

Typus: Bolivia, Cerro de Chimore, Matten, 2400 m, 1 II 1928, n° 1085, Troll (B).

Species distinctissima.

Этот вид сходен с описанным из того же места предыдущим видом по волосистым веточкам метелки и по пластинкам листьев сверху (рис. 2, *10*), а также по ряду других признаков, однако резко отличается от него и от всех остальных овсяниц Боливии по узким пластинкам листьев с 7 проводящими пучками (рис. 2, *10*) и верхними цветковыми чешуями, опушенными лишь по зубчикам и голыми, гладкими по килям (рис. 2, *9*).

В заключение мы выражаем благодарность кураторам указанных выше гербариев за предоставленный для изучения материал.

ЛИТЕРАТУРА

Foster R. C. Studies in the flora of Bolivia. IV. *Gramineae.* — Rhodora, 1966, vol. 68, N 773, p. 97—120. — *Hackel E. Gramineae* novae, V. — Fed. Repert., 1908, Fasc. 6, p. 159—160. — *Hitchcock A. S.* The grasses of Ecuador, Peru and Bolivia. — Contr. US Nat. Herb., 1927,

vol. 24, part 8, p. 291—556. — *Pilger R. Gramineae.* — In: *Hieronymus G.* Plantae Stubelianae novae. — Bot. Jahrb., 1898, Bd 25, Hf 1—2, S. 709—721. — *Pilger R. Gramineae andinae*, III. — In: *Urban I.* Plantae novae andinae imprimi Weberbauerianae. II. — Bot. Jahrb., 1906, Bd 37, Hf 5, S. 504—517. — *Pilger R. Gramineae.* — In: Beiträge zur Flora von Bolivia. — Bot. Jahrb., 1913, Bd 49, Hf 2, S. 181—190. — *Saint-Yves A.* Contribution a l'étude des *Festuca* (subgen. *Eufestuca*) de l'Amerique du Sud. — Candollea, 1927, vol. 3, p. 151—285.

Московский государственный университет. Получено 11 XII 1984.

УДК 005 : 635.965.285.3 (571.1/.5)+(517.3) Бот. журн., т. 70, № 9

Н. В. Фризен

НОВЫЙ ВИД *ALLIUM VODOPJANOVAE* (*ALLIACEAE*) ИЗ ЮЖНОЙ СИБИРИ И МОНГОЛИИ

N. V. FRIESEN. A NEW SPECIES *ALLIUM VODOPJANOVAE* (*ALLIACEAE*) FROM SOUTH SIBERIA AND MONGOLIA

Описан новый вид лука *Allium vodopjanovae* из Тувы, Алтая и Монголии. Уточнена синонимика близкородственных видов *A. tenuissimum* и *A. anisopodium* и отмечены их различия.

Обращает на себя внимание слишком различная трактовка исследователями двух родственных видов лука из Южной Сибири: *Allium tenuissimum* L. и *A. anisopodium* Ledeb. (Ledebour, 1893; Regel, 1875; Введенский, 1935; Попов, 1957; Пешкова, 1979, и др.). Вместе с тем отмечено наличие большого числа переходных форм между ними (Егорова, 1977), кроме того, было указано, что забайкальские растения *A. tenuissimum* большей частью являются переходными по морфологическим признакам к *A. anisopodium* и обособлены рядом признаков от алтае-саянской популяции *A. tenuissimum* (Пешкова, 1972). Для выяснения действительного положения мы изучали эти виды по гербарным образцам и наблюдали их в природной обстановке. Материал для исследования собирали во время экспедиционных поездок в 1980 г. в Забайкалье и в 1982 г. на Алтай и в Туву. Учтены материалы Гербария им. М. Г. Попова и Гербария Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР (NS), Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE) и Гербария им. Н. П. Крылова Томского государственного университета (ТК).

Для анатомического изучеиия сухие растения, собранные автором в фазу цветения, размачивали две недели в смеси спирт—глицерин—вода (1 : 1 : 1). Анатомические препараты готовили по обычной методике («Практикум по анатомии растений», 1979). Хромосомы изучали на материале из меристемы кончиков корней. Для этого корни фиксировали по Карнуа (3 : 1) с предварительной обработкой 8-оксихинолином (3 ч), и последующей промывкой и хранением в 70 %-ном спирте. Соматический набор хромосом изучали на давленых временных препаратах, окрашенных ацетогематоксилином по Ю. А. Смирнову (1968). Кариотип каждого образца определяли на 10 метафазных пластинках. Измерения хромосом проводили на рисунках, сделанных с помощью рисовального аппарата РА-4. При описании кариотипа использовали обозначения и характеристики хромосом, предложенные Н. Д. Агаповой и В. Г. Грифом (1982). Контрольные гербарные образцы хранятси в Гербарии им. М. Г. Попова (ЦСБС).

В результате исследования мы установили наличие нового для науки вида, четко дифференцированного от родственных ему *A. tenuissimum* и *A. anisopodium*.

Allium vodopjanovae Friesen sp. nov. (sect. Rhizirideum G. Don fil. ex Koch). — *A. tenuissimum* auct. non L.: Ledebour, 1852, Fl. Ross. 4 : 183; Крылов, 1929, Фл. Зап. Сиб. 3 : 623; Введенский, 1935, Фл. СССР, 4 : 173; М. Попов, 1957, Фл. Средн. Сиб. 1 : 194; Черепнин, 1959, Фл. южн. части Красноярск. края, 2 : 206; Соболевская, 1967, Фл. Красноярск. края, 4 : 20; Егорова, 1977, Раст. Центр. Азии, 7 : 47; Грубов, 1982, Опред. сосуд. раст. Монголии : 66. — *A. tenuissimum* L. α *typicum* Regel, 1875, Тр. Петерб. бот. сада, 3, 2 : 175, p. p.

Bulbi aliquot in rhizoma horisontale insidentes, angusti, cylindrico-conici, inconspicui, tunicis atrantibus vel fuscidulis, leviter laceretis. Caulis 7—25 cm altus, tenuis, suberectus, teretiusculus, costulatus. Folia 2—3, filiformia, hemicylindrica, 0.5—1 mm crassa, canalicularia, levia vel scabrida, patentia. Spatha bivalvis, breviter acuminata, umbella duplo vel triplo brevior. Umbella pauciflora, floribus sub anthesi nutantibus. Pedicelli aequantes, perigonio 1.5—2 (3) plo longior, bracteis carentibus. Perigonium semiglobosum, phyllis roseolis, ca. 4 mm longis, obtusis, exterioribus orbiculato-ellipticis, interioribus obovatis. Staminum filamenta phyllis perigonii breviora, integra, basi inter se et cum perigonio connata, interiora triangularia, exterioribus duplo latiora. Stylus non exsertus. Capsula perigonio subbrevior. 2n=16.

T y p u s: Tuva, distr. Mongun-Tajga, jugum Tschichatschevii, mons Eren-Karagatsh, prope pagum Kyzyl-Chaja, in declivo australi stepposo cum formatione Agropyretum cristati, 2100 m s. m., 3 VIII 1982, N 52, N. Friesen (LE, isotipus NS).

A f f i n i t a s. Ab *A. tenuissimo* L. rhizomate tenui horizontali (nec oblique ascendenti), foliis filiformibus diffusis (nec rectis chordosis ad caulem appressis) et floribus nutantibus (nec pedicellis tempore florendi rectis) differt. Ab *A. anisopodio* Ledeb. rhizomate tenui, ad 2 mm crasso (nec crassiore, ad 5 mm crasso) et umbella pauciflora pedicellis aequantibus (nec multiflora pedicellis inaequalibus) differet.

Habitat in declivibus lapidosis stepposis.

Луковицы по нескольку прикреплены к горизонтальному корневищу, узкие, цилиндрическо-конические, почти невыраженные, с черноватыми или буроватыми, слегка расщепленными оболочками. Стебель 7—25 см выс., тонкий, почти прямой, округлый, ребристый. Листья в числе 2—3, нитевидные, полуцилиндрические, 0.5—1 мм толщ., желобчатые, гладкие или слегка шероховатые, раскидистые. Чехол двураздельный, короткозаостренный, в 2—3 раза короче зонтика. Зонтик малоцветковый, с поникающими цветками. Цветоножки почти равные в 1.5—2 (3) раза длиннее околоцветника, без прицветников. Листочки полушаровидного околоцветника розоватые, около 4 мм дл., тупые, внутренние обратнояйцевидные, наружные — округло-эллиптические. Нити тычинок короче листочков околоцветника, цельные, при самом основании сросшиеся между собой и с околоцветником, внутренние — треугольные, в 2 раза шире наружных. Столбик не выделяется из околоцветника. Коробочка немного короче его. 2n=16.

Т и п: Тува, Монгун-Тайгинский р-н, хр. Чихачева, гора Эрен-Карагач, близ с. Кызыл-Хая, южный склон, житняковая степь, 2100 м над ур. м., 3 VIII 1982, № 52, Н. Фризен (LE, изотип NS).

Р о д с т в о. От *A. tenuissimum* L. отличается тонким горизонтальным (а не косо восходящим) корневищем, нитевидными, раскидистыми (а не прямыми, струновидными, прижатыми к стеблю) листьями и поникающими цветками (а не с прямыми во время цветения цветоножками). От *A. anisopodium* Ledeb. отличается тонким, до 2 мм толщ. (а не до 5 мм толщ.), корневищем, малоцветковым, с равными цветоножками (а не многоцветковым, с неравными цветоножками) соцветием.

Обитает на каменистых степных склонах.

Вид назван в честь исследователя флоры и растительности Сибири Нинели Семеновны Водопьяновой.

Все три родственных вида — *A. vodopjanovae*, *A. tenuissimum*, *A. anisopodium* — имеют хорошо различающиеся морфологические признаки (см. таблицу и рис. 1). Переходные формы между ними не найдены.

Мы определили число цветков в соцветии, при этом было обсчитано для каждого таксона по 150 соцветий из одной популяции. График (рис. 2) показывает достоверно разное у каждого вида среднее количество цветков в соцветии.

Различаются все 3 вида также по анатомическому строению листьев (рис. 3). У *A. vodopjanovae* отсутствуют склеренхимные тяжи в листьях и механическую функцию выполняет только ксилема немногочисленных проводящих пучков. У *A. tenuissimum* имеется большое количество склеренхимы над флоэмой и под ксилемой пучков, число которых в 1.5 раза больше, чем у *A. vodopjanovae*.



Рис. 1. Общий вид и детали цветка трех видов рода *Allium*.

1 — *A. tenuissimum*, *2* — *A. anisopodium*, *3* — *A. vodopjanovae*. *а* — общий вид, *б* — часть околоцветника, *в* — завязь.

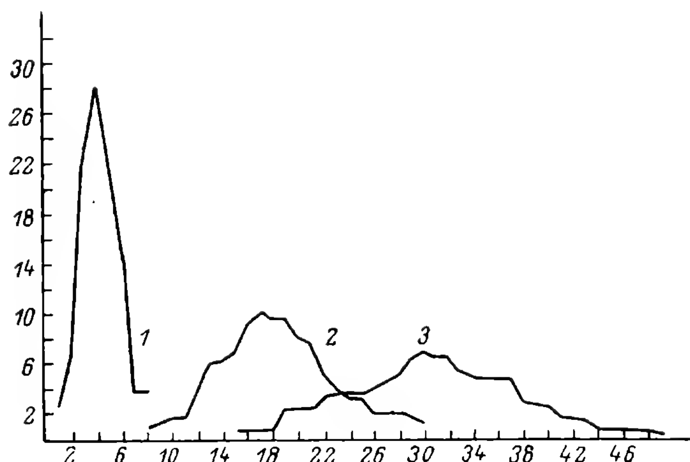


Рис. 2. Различия трех видов рода *Allium* по числу цветков в соцветиях.

На оси абсцисс — число цветков в соцветии; *на оси ординат* — частота встречаемости, %. *1* — *A. vodopjanovae*, *2* — *A. tenuissimum*, *3* — *A. anisopodium*.

У *A. anisopodium* есть только флоэмная склеренхима, но в меньшем объеме, чем у *A. tenuissimum*.

A. vodopjanovae распространен на территории Красноярского края, в Туве, на Алтае и в западной половине Монголии (рис. 4, *1*). *A. tenuissimum* встречается в Иркутской обл., в Бурятии, в Читинской обл., в восточной половине Монголии и в Маньчжурии (рис. 4, *2*). *A. anisopodium* занимает более обширную территорию: от хр. Тарбагатай в юго-восточном Казахстане на западе и до п-ова Корея и Японии на востоке (рис. 5).

Кариотипы каждого вида изучены по нашим сборам из следующих пунктов. *A. vodopjanovae*: Горно-Алтайская авт. обл., Кош-Агачский р-н, 30 км южнее пос. Кош-Агач, в житняковой степи, 15 VIII 1982, 2n=16; там же, хр. Курайский, урочище Тобожок, на каменистом степном склоне, 23 VI 1982, 2n=16; там же, окр. пос. Ташанта, в каменистой степи, 28 VI 1982, 2n-16; Тува, Монгун-Тайгинский р-н, хр. Чихачева, гор. Эрен-Карагач, близ с. Кызыл-Хая, на южном склоне, в житняковой степи, 2100 м над ур. м., 3 VIII 1982, № 52, 2n=16.

Морфологические различия *A. vodopjanovae*, *A. tenuissimum* и *A. anisopodium*

Признак	*A. vodopjanovae*	*A. tenuissimum*	*A. anisopodium*
Число луковиц, характер корневища	По нескольку луковиц на горизонтальном или чуть восходящем корневище	По две луковицы на восходящем корневище	По 1—2 луковицы на горизонтальном корневище
Толщина корневища, мм	1.5—2	2—3	4—5
Листья	Нитевидные, 0.6—1 мм толщ., сочные, шероховатые, раскидистые	Нитевидные, до 1 мм толщ., жесткие, почти струновидные, гладкие, прижатые к стеблю	Более толстые (до 2 мм), сочные, гладкие, изогнутые
Цветоножки	Почти равные, равны околоцветнику или в 1.5—2.5 раза длиннее	Почти равные, в 2—4 раза длиннее околоцветника	Неравные, в 4—8 раз длиннее околоцветника
Зонтик	Полушаровидный, с поникающими цветками, но плодоножки выпрямляющиеся	Полушаровидный, цветки не поникают	Пучковатый или пучковато-шаровидный
Число цветков в зонтике	4—10	До 25	До 45

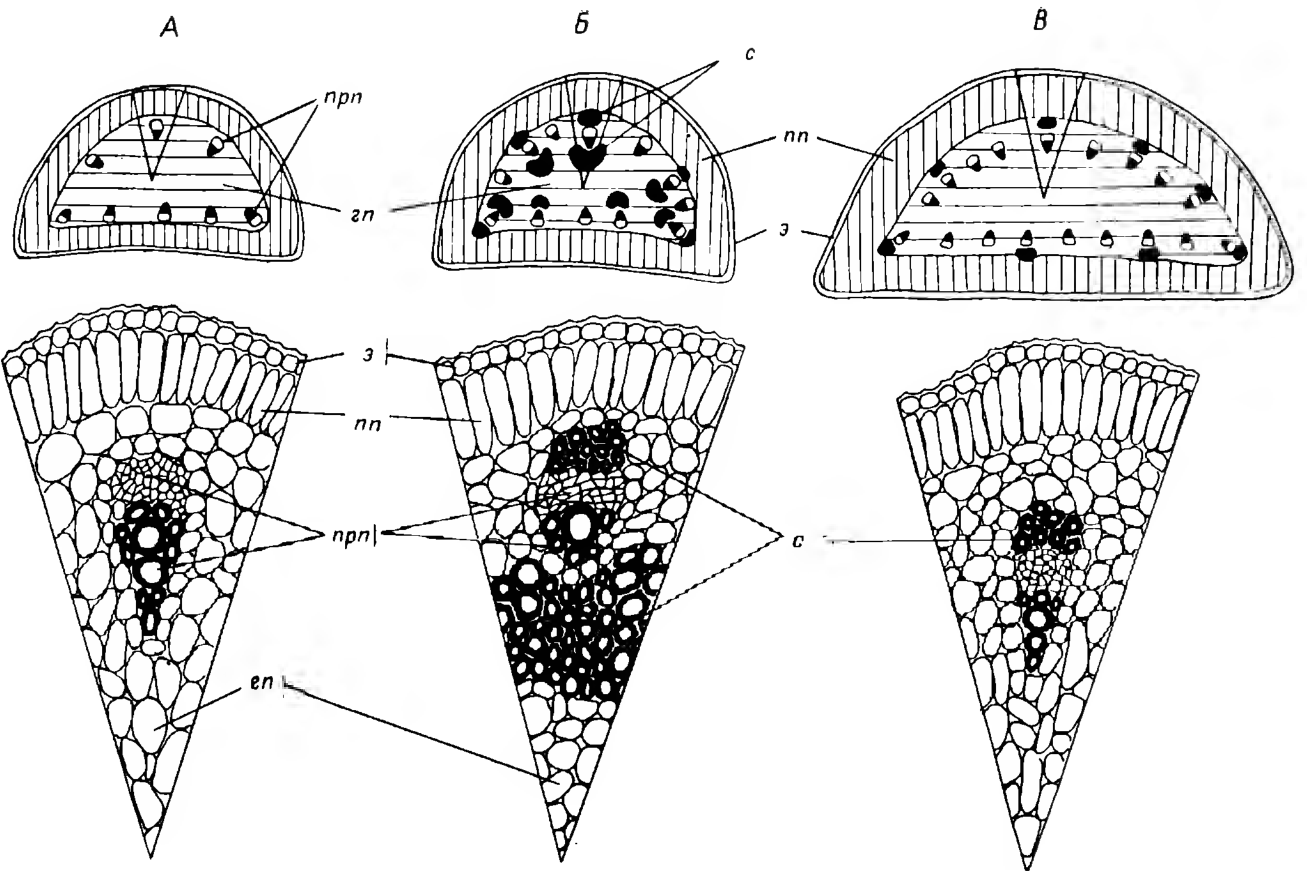


Рис. 3. Анатомическое строение листа трех видов рода *Allium*.

А — *A. vodopjanovae*, *Б* — *A. tenuissimum*, *В* — *A. anisopodium*. *э* — эпидерма, *прп* — проводящие пучки, *гп* — губчатая паренхима, *пп* — палисадная паренхима, *с* — склеренхима.

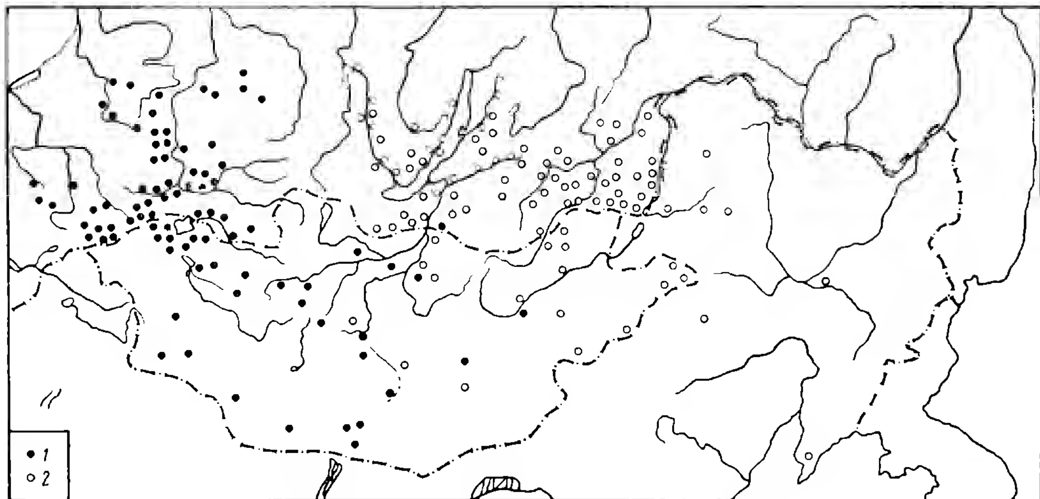


Рис. 4. Ареалы *Allium vodopjanovae* (*1*) и *A. tenuissimum* (*2*).

Следовательно, кариотипы всех четырех изученных образцов *A. vodopjanovae* диплоидны, 2n=16. Т. С. Ростовцева (1977) указывает для *A. vodopjanovae* из Тувы 2n=16 (она его определила как *A. tenuissimum*).

Морфология хромосом у исследуемых нами образцов одинаковая. Все пары хромосом хорошо идентифицируются как по длине, так и по центромерному индексу (рис. 6, *в*). В наборе имеются 4 пары метацентрических хромосом, 3 из них занимают по размерам первые места, а 4-я — седьмое. Восьмая пара спутничная, акроцентрическая. Центромерный индекс (I^c) равен 11.1 %. Спутник точечный, остальные пары хромосом (IV—VI) субметацентрические, соответственно I^c равен 31.8, 35.3 и 28.2. $K_{2n}=8m$ (I—III, VII)+$6Sm$ (IV—VI)+ +$2a^s$ (VIII).

A. tenuissimum: Бурятская АССР, Баргузинский р-н, долина р. Баргузин, с. Алла, в степи, 1 VIII 1980. 2n=32; там же, Прибайкальский р-н, окр. с. Турунтаево, на степном склоне, 5 VIII 1980, 2n=16; там же, Селенгинский р-н, окр. Новоселенгинска, р. Селенга, на скалах, 20 VII 1980, 2n=16; Читинская обл., Оловянинский р-н, р. Онон, в 10 км от с. Нижний Цасучей, в сосновом лесу, 10 VII 1980, 2n-82.

У *A. tenuissimum* выявлен нолиплоидный ряд: дна образца диплонды (2n=16) и два тетраплоиды (2n=32).

В диплоидных наборах (рис. 6, *а*) хорошо идентифицируются 5 пар метацентрических хромосом (I, II, IV, VI, VII), две субметацентрические (III, V) и одна спутничная субакроцентрическая (VIII). I^c=13.9 %. $K_{2n}=10m$ (I, II, IV, VI, VII)+$4Sm$ (III, V)+$2Sa^s$ (VIII).

В тетраплоидных наборах (рис. 6, *б*) выделяются одиннадцать пар метацентрических хромосом (I—VII, X, XI, XIII, XV), три пары субметацентриков (VIII, IX, XII) и две спутничные субакроцентрические пары (XIV, XVI). Центромерный нидекс соответственно равен 13.3 и 13.0. $K_{2n}=22m$ (I—VII, X, XI, XIII, XV)+$6Sm$ (VIII, IX, XII)+$4Sa^s$ (XIV, XVI). Спутники у обеих рас линейные, почти в 2 раза превышают короткое плечо хромосомы.

Вероятно, тетраплоидная раса является аллополиплоидом, так как присутствуют два различных диплоидных набора. Определение исходных форм затруднительно. Несмотря на различие кариологических рас *A. tenuissimum* в кариотипах, придавать им какой-либо таксономический ранг считаем на данном этапе нецелесообразным, так как морфологических различий между диплоидными и тетраплоидными растениями, кроме небольшой разницы в размерах (тетраплоидные крупнее), пока не обнаружено.

A. anisopodium: Читинская обл., Агинский нац. округ, р. Онон, напротив с. Нижний Цасучей, в пижмовой степи, 9 VII 1980, 2n=16; Оловянинский р-н, р. Онон, в 20 км от с. Нижний Цасучей, на степном склоне сопки, 10 VII 1980,

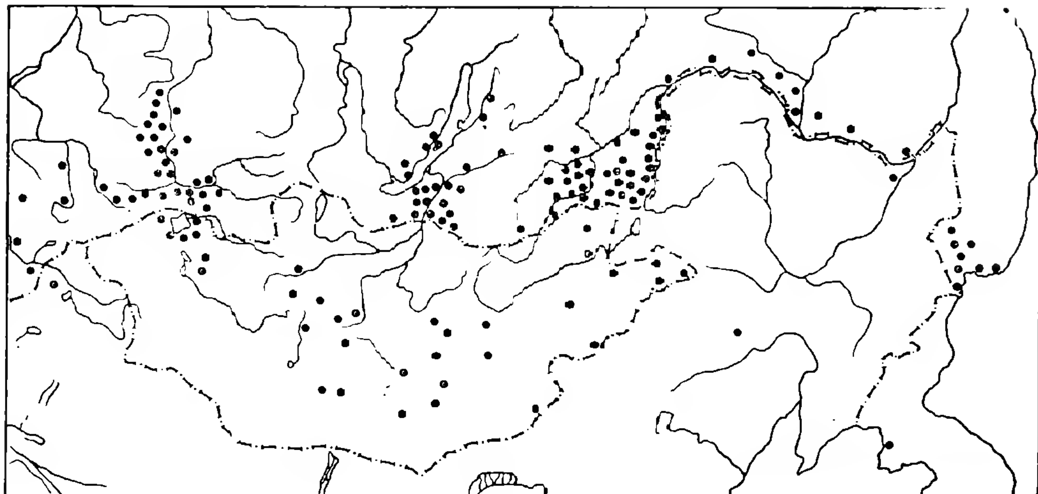


Рис. 5. Ареал *Allium anisopodium.*

2n=16+B; Бурятская АССР, Баргузинский р-н, долина р. Баргузин, у моста через р. Улан-Бургасы, на разнотравно-злаковом лугу, 3 VIII 1980, 2n=16.

Изученные образцы диплоидны, 2n=16. Один образец имеет дополнительную B-хромосому. Кариотип с B-хромосомой (рис. 6, *д*) оказался более симметричным, чем кариотип без нее (рис. 6, *г*). Идентифицируются три субметацентрические пары хромосом (III, V, VI) с центромерным индексом от 32.9 до 35.4, но у набора 2n=16+B имеется всего одна субметацентрическая пара хромосом (VI) с центромерным индексом 35.8. $K_{2n}=8m$ (I, II, IV, VII)$+6Sm$ (III, V, VI)$+$ $+2Sa^s$ (VIII). $K_{2n+B}=12m$ (I—V, VII)$+2Sm$ (VI)$+2Sa^s$ (VIII)$+$B. Спутничные хромосомы во всех наборах примерно одинаковые, с крупными спутниками — в 2 раза длиннее короткого плеча хромосомы. Кариотипы всех изученных образцов имеют очень крупные хромосомы и средняя длина их равна 10.6 мкм.

Как видно из анализа данных, кариотипы у двух из трех видов неоднородны: у *A. tenuissimum* выявлены две хромосомные расы, а у *A. anisopodium* обнаружена различная симметричность хромосомного набора. Но в то же время кариотипы разных видов при сравнении друг с другом различаются гораздо сильнее, чем на внутривидовом уровне.

Оригинальный диагноз *A. tenuissimum* L. (Allium scapo nudo tereti inani, foliis subulatis filiformibus, capitulis laxis paucifloris. Gmel. sibir., I, p. 61, t. 15, f. 2, 3. Habitat in Sibiria) сопровождается ссылкой на работу И. Г. Гмелина (Linneus, 1753: 301). На рисунке в работе Гмелина (Gmelin, 1747) изображены два растения: высокое, с неравными цветоножками и изогнутым стеблем (tab. 15, fig. 2) и более низкорослое, с равными цветононкками (tab. 15, fig. 3). У обоих растений соцветие малоцветковое. В тексте Гмелин указывает, что более высокое растение найдено в окрестностях г. Красноярска, а низкорослая форма собрана в Прибайкалье у впадающей в озеро Байкал р. Бугульдейки и в Баргузинской долине. Типовой образец *A. tenuissimum*, как показало изучение его фотокопии (LE, № 419, 43), очень похож по габитусу на низкорослое прибайкальское растение, изображенное на рисунке в работе Гмелина (табл. 15, фиг. 3). Растения с неравными цветоножками, подобные экземпляру, изображенному у Гмелина (tab. 15, fig. 2), были описаны К. Ф. Ледебуром (Ledebour, 1853) как *A. anisopodium*. Ссылка на рисунки Гмелина повторена и на этикетке типового образца: «Allium foliis subulatis filiformibus, capitulis laxis paucifloris. Gmel. sibir., I, p. 61, n. 22, t. 15, f. 2, 3». Следовательно, тип *A. tenuissimum* принадлежит забайкальским растениям. *A. tenuissimum* sensu Ledeb., non L., описан нами под особым названием *A. vodopjanovae*.

Для ясности приводим синонимию *A. tenuissimum* и *A. anisopodium*.

A. tenuissimum L. 1753, Sp. Pl. : 301; Regel, 1875, Тр. Петерб. бот. сада, 3, 2 : 157, p. p. excl. var. *anisopodium* (Ledeb.) Regel; idem. 1887, op. cit., 10,

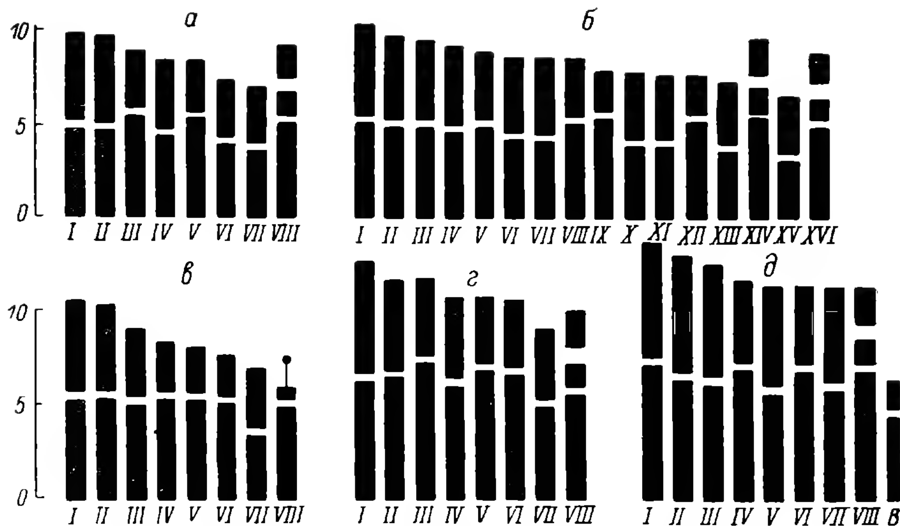


Рис. 6. Кариотипы видов группы *Allium tenuissimum*.

а, б — A. tenuissimum; в — A. vodopjanovae; г, д — A. anisopodium. По оси ординат — длина хромосом, мкм

1 : 341, quoad *α-typicum* p. p.; Введенский, 1935, Фл. СССР, 4 : 173, p. p.; Kitagawa, 1939, Lin. Fl. Mansh.: 132 et 1979, Neo-Lin. Fl. Mansh.: 168; Пешкова, 1979, Фл. Центр. Сиб. 1 : 223. — *A. anisopodium* auct. non Ledeb.: М. Попов, 1957, Фл. Средн. Сиб. 1 : 194, p. p.; Егорова, 1977, Раст. Центр. Азии, 7 : 41, p.p.

A. anisopodium Ledeb. 1852, Fd. Ross. 4 : 183; Turcz. 1854, Bull. Soc. Nat. Moscou, 27, 2 : 126; Maximowicz, 1859, Prim. Fl. Amur. : 283; Trautvetter, 1872, Тр. Петерб. бот. сада, 1, 2 : 193; Крылов, 1929, Фл. Зап. Сиб. 3 : 622; Airy-Shaw, 1931, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 16 : 144; Введенский, 1935, Фл. СССР, 4 : 174; Kitagawa, 1935, Rep. First Sci. Exped. Manch. sect. 4—2 : 98 et 1979, Neo-Lin. Fl. Mansh. : 165; Попов, 1957, Фл. Средн. Сиб. 1 : 194, p. p.; Егорова, 1977, Раст. Центр. Азии, 7 : 41, p. p.; Пешкова, 1979, Фл. Центр. Сиб., 1 : 218; Грубов, 1982, Опред. сосуд. раст. Монголии : 66. — *A. tenuissimum β-anisopodium* (Ledeb.) Regel, 1875, Тр. Петерб. бот. сада, 3, 2 : 157 и 1887, 10, 1 : 314. — *A. tenuissimum* var. *typicum* auct. non Regel : Nakai, 1911, Jurn. Coll. Sci. Univ. Tokyo, 31 : 260.

ЛИТЕРАТУРА

Агапова Н. Д., Гриф В. Г. О хромосомной терминологии. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 9, с. 1280—1284. — *Введенский А. И.* Род Лук — *Allium* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935, с. 112—280. — *Егорова Т. В., Allium* L. — В кн.: Растения Центральной Азии. Вып. 7. Л.: Наука, 1977, с. 18—67. — *Пешкова Г. А.* Степная флора Байкальской Сибири. М.: Наука, 1972. 206 с. — *Пешкова Г. А. Allium* L. — Лук. — В кн.: Флора Центральной Сибири. Т. 1. Новосибирск: Наука, 1979, с. 216—223. — *Попов М. Г.* Флора Средней Сибири. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. 556 с. — *Практикум* по анатомии растений. М.: Высш. школа, 1979. 224 с. — *Ростовцева Т. С.* Числа хромосом некоторых видов растений юга Сибири. II. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 7, с. 1034—1042. — *Смирнов Ю. А.* Ускоренный метод исследования соматических хромосом плодовых. — Цитология, 1968, т. 10, № 12, с. 1601—1602. — *Ledebour C. F.* Flora rossica, vol. 4. Stuttgartae, 1852—1853. 741 p. — *Linnaeus G.* Species plantarum. Vol. 1. Stockholm, 1753. 561 p. — *Gmelin J. G.* Flora sibirica sive historia plantarum sibiriae. T. 1. Petropoli, 1747. CXXX, 221 p. — *Regel E.* Alliorum adhuc cognitorum monographia. — Тр. Петерб. бот. сада, 1875, т. 3, вып. 2, с. 1—266.

Центральный сибирский
ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 27 VI 1983.

УДК 582.751.2 Бот. журн., т. 70, № 9

Д. Ю. Цыренова

О СЕКЦИИ *STRIATA* РОДА *GERANIUM* (*GERANIACEAE*)

D. Ju. T S Y R E N O V A. ON THE SECTION *STRIATA* OF THE GENUS *GERANIUM* (*GERANIACEAE*)

На основе изучения анатомии черешков и некоторых особенностей морфологии цветка и листьев, а также географического распространения у видов секции *Striata* автор выделяет в ее пределах две подсекции: *Striata* и *Orientalia*.

Секция *Striata*, выделенная R. Knuth (1912), объединяет 11—12 видов рода *Geranium* L. с 3-раздельными листьями, доли которых более или менее яйцевидные. Тип секции — *G. striatum* L. Представители секции произрастают преимущественно в лесах и занимают обширный ареал, раскинувшийся от Евразии до Мексики. Knuth (1912, 1931) различал несколько морфологических групп внутри этой секции. По его мнению, одна часть видов секции группируется вокруг средиземноморского вида *G. striatum*, другая сближается с восточноазиатским *G. nepalense* Sweet и третья — с мексиканским видом *G. hernandezii* Moq. et Sessé. Основным признаком, различающим эти группы видов, согласно Knuth (1912), являются форма и размеры лепестков венчика.

При изучении систематики дальневосточных представителей рода *Geranium* мы обратили внимание на положение в этой разнородной секции видов *G. wilfordii* Maxim. и *G. thunbergii* Siebold et Zuss. ex Lindl. et Paxt., встречающихся на Дальнем Востоке.

Материалом для работы послужили собственные сборы из районов Дальнего Востока видов *G. wilfordii* и *G. thunbergii*, а также гербарные коллекции этих видов, хранящиеся в Биолого-почвенном институте ДВНЦ АН СССР во Владивостоке, а по остальным видам секции, кроме видов *G. resimum* Small и *G. rubifolium* Lindl., использовали гербарные коллекции, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE). Анатомическому исследованию подвергали только листья и черешки.

Исследования показали, что виды секции *Striata* по анатомическому строению черешка объединяются в две группы:

I — проводящие пучки окружены и соединены друг с другом сплошным кольцом склеренхимы; число пучков равно 4—6. Форма черешка округлая или округло-треугольная. К этой группе относятся виды *G. striatum*, *G. nodosum* L., *G. gracile* Ledeb., *G. wallichianum* D. Don ex Sweet, *G. hernandezii* (рис. 1, *В*, *1—3*).

II — проводящие пучки полностью разобщены между собой, склеренхима располагается в виде отдельных полос над флоэмой пучков; число пучков обычно равно 4, форма черешка округлая. К этой группе относятся виды *G. nepalense*, *G. thunbergii*, *G. wilfordii*, *G. tripartitum* Knuth (рис. 2, *В*, *1*, *2*).

Следует особо сказать о строении черешка *G. krameri* Franch. et Savat. По расположению склеренхимы он может быть отнесен к 1 группе видов секции *Striata*. Однако он отличается от видов этой секции иной, бобовидной с выемкой на адаксиальной стороне формой черешка, бо́льшим числом проводящих пучков и более мощным кольцом склеренхимы (рис. 1, *В*, *3*). Систематическое положение вида *G. krameri* остается неясным, и высказываются различные мнения по этому вопросу (Knuth, 1912; Бобров, 1949; Nakai, 1952; Ohwi, 1965; Kitagawa, 1979; Ворошилов, 1982). Обсуждение положения этого вида послужит предметом наших дальнейших исследований.

У рассмотренных видов секции изучена и эпидерма листа. Оказалось, что у всех она имеет довольно сходное строение; различия состоят лишь в характере очертания клеток преимущественно верхней эпидермы и распределении устьиц (рис. 1, *Г*; 2, *Г*). Эти различия в некоторых случаях, вероятно, могут быть видовыми.

Две группы видов, выделяющиеся по анатомии черешка, различаются, как уже было сказано, по форме и размерам лепестков и чашелистиков, причем виды *G. nepalense*, *G. thunbergii*, *G. wilfordii* и *G. tripartitum* имеют цельные лепестки (рис. 2, *Б*), цветки у этих видов мелкие — до 1 см в поперечнике,

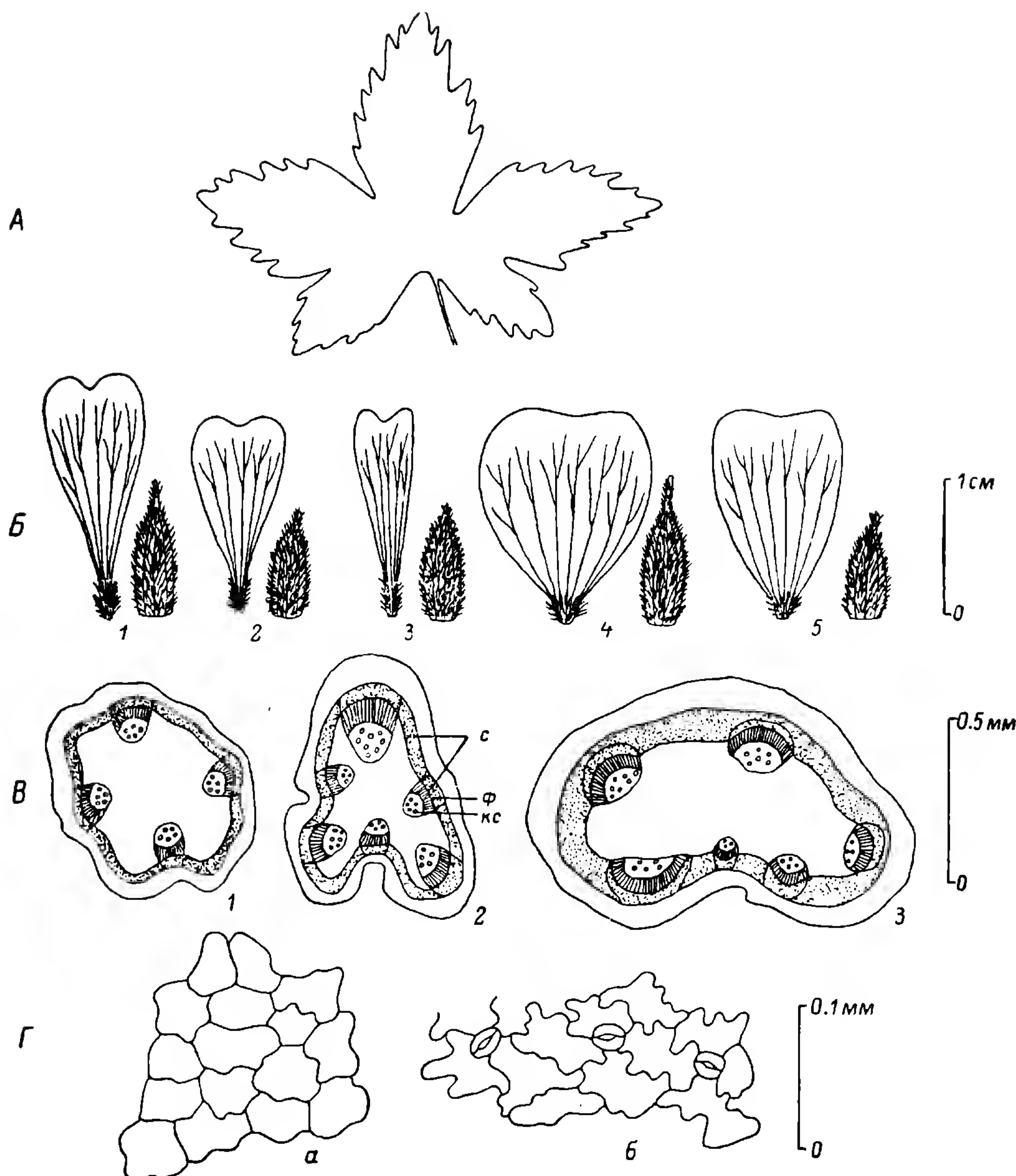


Рис. 1. Морфолого-анатомические особенности видов рода *Geranium* подсекции *Striata*.

А — нижний стеблевой лист *G. striatum*; Б — лепестки и чашелистики: *1* — *G. striatum*, *2* — *G. nodosum*, *3* — *G. gracile*, *4* — *G. wallichianum*, *5* — *G. hernandezii*; В — схемы поперечных разрезов черешка: *1* — *G. striatum*, *2* — *G. nodosum*, *3* — *G. krameri* (кс — ксилема, ф — флоэма, с — склеренхима); Г — эпидерма листа *G. striatum* (*а* — верхняя, *б* — нижняя).

в то время как цветки у видов *G. striatum*, *G. nodosum*, *G. gracile*, *G. wallichianum* и *G. hernandezii* крупные, от 2.5 до 3 см в поперечнике, лепестки на верхушке с выемкой (рис. 1, *Б*). Форма нижнего стеблевого и прикорневого листьев у всех видов одинаковая — 3-раздельная, с двулопастными боковыми долями. Однако у видов *G. striatum*, *G. nodosum*, *G. gracile*, *G. wallichianum* и *G. hernandezii* листья менее разрезаны и доли их широкояйцевидные, с более частыми зубцами, неравнопильчатые (рис. 1, *А*). Напротив, у видов *G. nepalense*, *G. thunbergii*, *G. wilfordii* и *G. tripartitum* листья более разрезаны, у *G. tripartitum* они даже 3-рассеченные. Доли листа короткие и продолговато-яйцевидные, с редкими неровными зубцами (рис. 2, *А*, *1*, *2*). Следует подчеркнуть, что выделенные две группы видов имеют хорошо очерченные ареалы: виды первой тяготеют к области Средиземноморья (Западные Гималаи, Кавказ, Пиренеи,

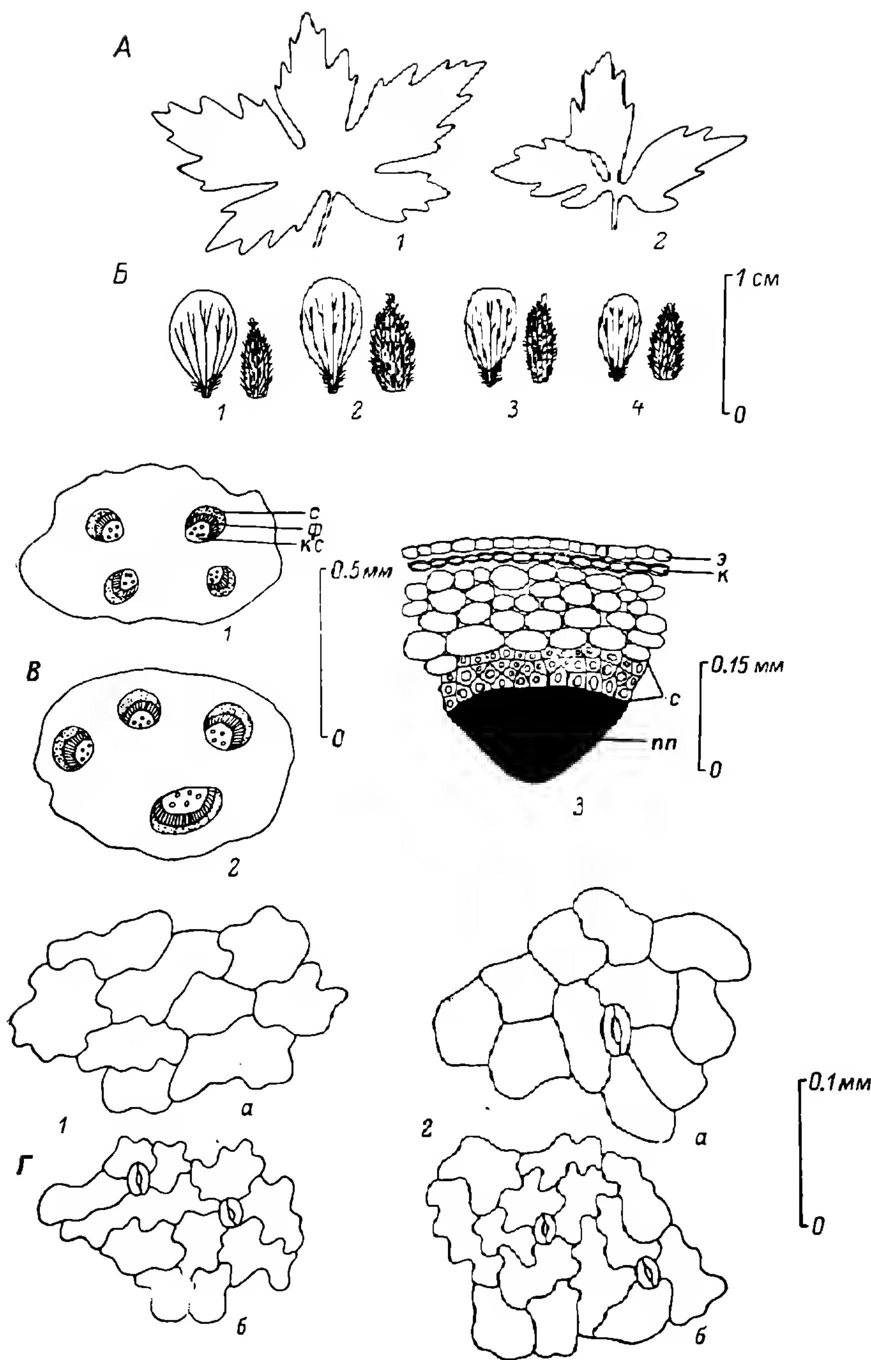


Рис. 2. Морфолого-анатомические особенности видов рода *Geranium* подсекции *Orientalia*.

А — нижний стеблевой лист: *1* — *G. nepalense*, *2* — *G. tripartitum*; *Б* — лепестки и чашелистики: *1* — *G. nepalense*, *2* — *G. thunbergii*, *3* — *G. wilfordii*, *4* — *G. tripartitum*; *В* — схемы поперечных разрезов черешка: *1* — *G. nepalense*, *2* — *G. thunbergii*; *3* — *G. wilfordii* (*э* — эпидерма, *к* — колленхима, *с* — склеренхима, *пп* — проводящий пучок); остальные обозначения, как на рис. 1. *Г* — эпидерма листа (*а* — верхняя, *б* — нижняя): *1* — *G. thunbergii*, *2* — *G. wilfordii*.

Балканы, Мексика), тогда как виды второй группы охватывают Японию, п-ов Корея, Маньчжурию, советский Дальний Восток, Восточные Гималаи. По-видимому, эти две группы видов следует выделить в отдельные подсекции в пределах секции *Striata*.

Subsect. 1. Striata Tsyren. subsect. nov. — Flores magni, ad 2.5—3 cm in diam., petala sinuata, rarius subsinuata, sepalis duplo longiora. Folii laciniae

late ovatae, inaequiserratae. Fasciculi conductorii in petiolo sclerenchymate cincti.

T y p u s: *G. striatum* L.

S p e c i e s: *G. nodosum* L., *G. gracile* Ledeb., *G. wallichianum* D. Don ex Sweet, *G. hernandezii* Moq. et Sessé.

D i s r i b u t i o. Pars occidentalis montium Hymalaicorum, Caucasus, paeninsula Pyrenaica, paeninsula Balkanensis, Mexico.

Subsect. 2. Orientalia Tsyren. subsect. nov. — Flores parvi, ad 1 cm in diam., pelata integra, sepalis aequilonga vel ad eis sesqui longiora. Folii laciniae oblongo-ovatae, inaequidentatae. Fasciculi conductorii in petiolo omnino disjuncti, anulo sclerenchymatico destituti.

T y p u s: *G. nepalense* Sweet.

S p e c i e s: *G. thunbergii* Siebold et Zucc. ex Lindl. et Paxt., *G. wilfordii* Maxim., *G. tripartitum* Knuth.

D i s t r i b u t i o. Pars orientalis montium Hymalaicorum, Mandshuria, paeninsula Korea, Japonia.

ЛИТЕРАТУРА

Бобров Е. Г. Род Герань — *Geranium* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 14. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949, с. 2—62. — *Ворошилов В. Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с. — *Kitagawa M.* Neo-Lineamenta florae Mandshuricae or Enumeration of the spontaneous vascular plants hitherto known from Mandschuria (North-Eastern China) together with their synonymy and distribution. Vaduz: Cramer, 1979. 715 p. — *Knuth R. Ceraniaceae* Juss. — In: *Engler A.* Das Pflanzenreich. Leipzig: Engelmann, 1912, Hf 53. 640 S. — *Knuth R. Geraniaceae* Juss. — In: *Engler A.* und *Prantl K.* Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig: Engelmann, 1931, 2. Aufl., Bd 19a, S. 43—66. — *Nakai T.* A synoptical sketch of Korean flora. — Bul. Nat. Sci. Mus., 1952, N 31, p. 1—152. — *Ohwi J.* Flora of Japan. Washington: Smithsonian Inst., 1965. 1067 p.

Ленинградский государственный педагогический институт.

Получено 30 XI 1984.

УДК 582.998.2 Бот. журн., т. 70, № 9

А. Д. Михеев

НОВЫЙ ВИД РОДА *ANTHEMIS* (*ASTERACEAE*) ИЗ ЮЖНОГО КАРАБАХА

A. D. M I K H E E V. A NEW SPECIES OF THE GENUS *ANTHEMIS* (*ASTERACEAE*) FROM THE SOUTH KARABAKH

Приводится описание нового вида *Anthemis karabaghensis* из Южного Карабаха.

На холмах и склонах гор в ксерофильных редколесьях бассейна рек Акера и Воротан в юго-западном Азербайджане (Зангеланский, Лачинский, Кубатлинский районы) и в смежных восточных районах Армении (Горисский, Кафанский) я обнаружил весьма обыкновенный здесь новый вид из секции *Anthemis* рода *Anthemis* L. В природе он легко узнается габитуально по расставленным долькам листьев и характерному зеленовато-серому цвету растений, обусловленному мелкокурчавым опушением; этим новый вид явственно отличается от встречающегося в данном регионе (кстати сказать, весьма редко) другого вида секции — *A. caudidissima* Willd. Однако обнаруженный мною вид родствен не этому виду, а относится к группе опушенноцветковых пупавок — *Trichanthae* (Boissier, 1875), характерной для Армено-Иранской флористической провинции. Среди видов *Trichanthae* новый вид, на наш взгляд, более всего близок к *A. davisii* Yavin (1972 : 173) из окрестностей оз. Ван и к североиранской *A. gilanica* Bornm. et Gauba (1937 : 304).

Anthemis karabaghensis Mikheev sp. nov. — Planta annua, uni - vel paucicaulis, 10—30 cm alta, grisea ob pilos accumbentes flexuoso-crispatos tenues.

Caulis a medio vel infra in pedunculos longos scapiformes unicephalos basi foliosos apice demum subincrassatos ramosus. Folia petiolata, bi-tripinnatisecta, ambitu ovata vel late ovata, segmentiis ordini ultimi remotiusculis oblongatis (2—4 mm lg., 0.4—0.8 mm lt.) acutiusculis vel obtusatis cartilagineomucronulatis. Calathidia mediocria; involucra 8—10 mm diam., crispula, phyllis pallidis margine late scariosis, extrerioribus anguste ovato-lanceolatis, interioribus obovato-spathulatis. Receptaculum anguste ovato-conicum, paleis carinatis supra minute erosulo-fimbriatis discoo aequilongis vel subbrevioribus, externis involucri phyllis internis similibus, ceteris spathulatis apice abrupte vel subrotundatis et breviter mucronatis. Tubi florum omniorum basi inflati (ovoidei), radiorum feminiorum — pilosi, disci — glabrati. Ligulae albae, ovatв vel ovales, 8—10 mm lg., 4—4.5 mm lt. Acheniae ca. 1.8—2.0 mm lg., laeviae, sulcatae, obsolete tetragoniae, basi angustatae, extrorsum curvulae; omniae corona auriculiformi 0.7—1.5 mm lg., eis 1.2—2.0—plo breviori in fimbrillas obtusiusculas vel obtusas partita (partitio anriculae acheniarum externarum interdum profundior et acutior). Floret et fructificat Majo et Junio. 2n=18.

Habitat in declivibus lapidoso-schistosis siccis apertis et fruticosis in regione montana inferiore et media.

A r e a g e o g r a p h i c a. Caucasus Minor, Karabagh Australis (Aserbaidshania australi-occidentalis et Armeniae districtus orientales) in systemate flufiorum Akera et Vorotan.

T y p u s: Armenia, districtus Goris, prope pagum Vorotan, in declivibus lapidoso-schistosis ad ripam fl. Vorotan, 15 V 1982, A. D. Mikheev (LE).

A f f i n i t a s. E grege *Trichanthae* Boiss. (1875). Inter species hujus affinitatis nostra species *A. gilanicae* Bornm. et Gauba et *A. davisiae* Yavin accedit, sed diffet: ab illa tubis florum disci glabris, acheniis externis coronatis; ab hac receptaculo angustioribus, acheniis omniis laevibus (non tuberculatis), corona auriculiformi acheniarum radiorum bene evolutis; ab ambobus auriculis acheniarum disci multo majoribus, area geographica.

Растение однолетнее, одно- или немногостебельное, 10—30 см выс., зеленовато-серое из-за тонких извилисто-курчавых прилегающих волосков. Стебель от середины или ниже разветвленный на длинные, стрелковидные, внизу облиственные, однокорзиночные, под корзинкой позднее несколько утолщенные цветоносы. Листья яйцевидные или широкояйцевидные, дважды-трижды перисторассеченные; конечные дольки расставленные, продолговатые (2—4 мм дл., 0.4—0.8 мм шир.), островатые или туповатые, с хрящеватым шипиком наверху. Корзинки средней величины; обертки бледные, курчавоопушенные, 8—10 мм диам., ее листочки по краю широкопленчатые, из них наружные узкие, яйцевидно-ланцетные, внутренние — обратнояйцевидно-лопатчатые. Ложе цветков узкояйцевидно-коническое. Прицветные чешуйки килеватые, наверху несколько выгрызенно-бахромчатые, почти равные цветкам диска; наружные сходны с внутренними листочками обертки, внутренние — сверху усеченные или несколько закругленные, с небольшим остроконечием. Трубки всех цветков в основании расширенные (яйцевидные), женских — волосистые, обоеполых — голые. Язычки белые, яйцевидные или овальные, 8—10 мм дл., 4—4.5 мм шир. Семянки 1.8—2.0 мм дл., голые, бороздчатые, неясно граиистые, книзу суженные, несколько изогнутые наружу, все — с ушковидной тупо- или туповато- (у краевых семянок иногда более глубоко и остро) бахромчато-надрезанной коронкой; последняя 0.7—1.5 мм дл., в 1.2—2.0 раза короче семянки. Цветет и плодоносит в мае—июне. 2n=18.[1]

Обитает на сухих открытых и поросших кустарником каменисто-щебнистых склонах в нижнем и среднем поясах гор Южного Карабаха (бассейн рек Акера и Воротан в юго-западном Азербайджане и смежных районах восточной Армении).

Т и п. Армения, Горисский р-н, близ с. Воротан на щебнисто-каменистых склонах к р. Воротан, 15 V 1982, А. Д. Михеев (LE).

---

[1] Выражаю искреннюю признательность А. Ю. Магулаеву, определившему число хромосом нового вида.

П а р а т и п. Азербайджан, Лачинский р-н, близ с. Мурадханлы, на щебнисто-каменистых кустарниковых степных склонах к р. Акера, 14 V 1982, А. Д. Михеев (LE).

Р о д с т в о. Вид из группы волосистоцветковых пупавок (*Trichanthae* Boiss., 1875). Среди видов этого родства более всего приближается к *A. gilanica* Bornm. et Gauba и *A. davisii* Yavin, но от обоих отличается более крупными ушковидными коронками семянок диска, а также ареалом. Кроме того, в сравнении с первым имеет голые (а не волосистые) трубки цветков диска и наружные корончатые семянки; в сравнении со вторым — более узкое цветоложе, все семянки не бугорчатые, ушки краевых семянок хорошо развиты.

ЛИТЕРАТУРА

Boissier E. Flora orientalis, vol. 3. Genevae et Basileae, 1875. 1034 p. — *Bornmüller J., Gauba E.* Florulae Keredjensis fundamenta. 2 (Plantae *Gaubaeanae* iranicae). — Repert. Spec. Novar. Regni Veget., 1937, Bd 41, p. 297—344. — *Yavin Z.* New taxa of *Anthemis* from the Mediterranean and SW Asia. — Israel J. Bot., 1972, vol. 21, N 3, p. 168—178.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 19 III 1985

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.542.1 (571.63)

Л. М. Борзова, Т. В. Клычкова, Н. С. Пробатова, Б. И. Семкин, С. С. Харкевич

ПОВТОРНОЕ ОТКРЫТИЕ РЕДЧАЙШЕГО ВИДА *DIMERIA NEGLECTA* (*POACEAE*) В ПРИМОРСКОМ КРАЕ

L. M. BORZOVA, T. V. KLYCHKOVA, N. S. PROBATOVA, B. I. SYOMKIN, S. S. KHARKEVICH. THE RE-DISCOVERY OF THE RAREST SPECIES *DIMERIA NEGLECTA* (*POACEAE*) IN PRIMORYE TERRITORY

Dimeria neglecta, описанный в 1957 г. по сборам Н. А. Десулави 1922 г. с о. Русский близ Владивостока, с тех пор нигде не собирался. Впервые описываются два новых местонахождения на о. Путятина, охарактеризованы условия обитания, особенности биологии. Приводится число хромосом: $2n=14$. Описанные местонахождения являются самыми северными для рода *Dimeria*.

Эндемичный вид флоры СССР димерия незамеченная *Dimeria neglecta* Tzvel. был описан Н. Н. Цвелевым (1957) по экземплярам, собранным 27 VIII 1922 Н. А. Десулави на болотистых лугах о. Русский в заливе Петра Великого, близ г. Владивостока (тип — LE, изотип — VLA). Однако в дальнейшем это растение больше не находили, несмотря на самые настойчивые поиски ботаников, ни на о. Русский, ни в других районах юга Приморского края. Это растение в течение почти 60 лет оставалось известным лишь по образцу с о. Русский и даже считалось исчезнувшим (Воробьев, 1982; Ворошилов, 1982).

Вторично *D. neglecta* был неожиданно обнаружен только в 1981 г. двумя авторами данного сообщения (Л. Борзова и Т. Клычкова) во время работ Островного экологического отряда Тихоокеанского института географии Дальневосточного научного центра (ТИГ ДВНЦ) АН СССР под руководством Б. И. Семкина на восточном побережье о. Путятина в заливе Петра Великого, близ г. Находка. Систематическая принадлежность растения была установлена Н. С. Пробатовой при подготовке ею обработки сем. *Poaceae* для сводки «Сосудистые растения советского Дальнего Востока».

Dimeria neglecta — единственный во флоре СССР представитель тропического рода из трибы *Andropogoneae* Dumort. Род *Dimeria* R. Br. (20—45 видов) относится к подтрибе *Dimeriinae* Hack., характеризующейся полной редукцией второго колоска в узлах веточек соцветия, причем эти веточки при плодах не распадаются на членики (сочленения отсутствуют). Большинство видов рода *Dimeria* — однолетники, распространенные в тропиках и субтропиках Восточной и Южной Азии, а также — в Австралии, на островах Мадагаскар, Маскаренских и на островах Тихого океана, где они обитают на влажных лугах (Willis, 1966; Цвелев, 1976).

По нашим наблюдениям, *D. neglecta* — однолетнее растение 7—30 см выс. (но чаще 15—20 см), с тонкими простыми или слабо ветвящимися в нижних узлах стеблями (в зависимости от загущенности травостоя), оттопыренно опушенными листовыми влагалищами и короткими, плоскими, линейно-ланцетными или линейными, рассеянно волосистыми пластинками листьев. Стебли на верхушке заканчиваются соцветием, состоящим обычно из двух пальчато расположенных линейных веточек, на которых размещаются по одному буровато-лиловому одноцветковому колоску с венцом волосков у основания; из них выступают тонкие слабо коленчатые ости. У основания стеблей нередко формируются «опорные» корни. Тонкие стебли коленчато изгибаются в верхнем узле к концу

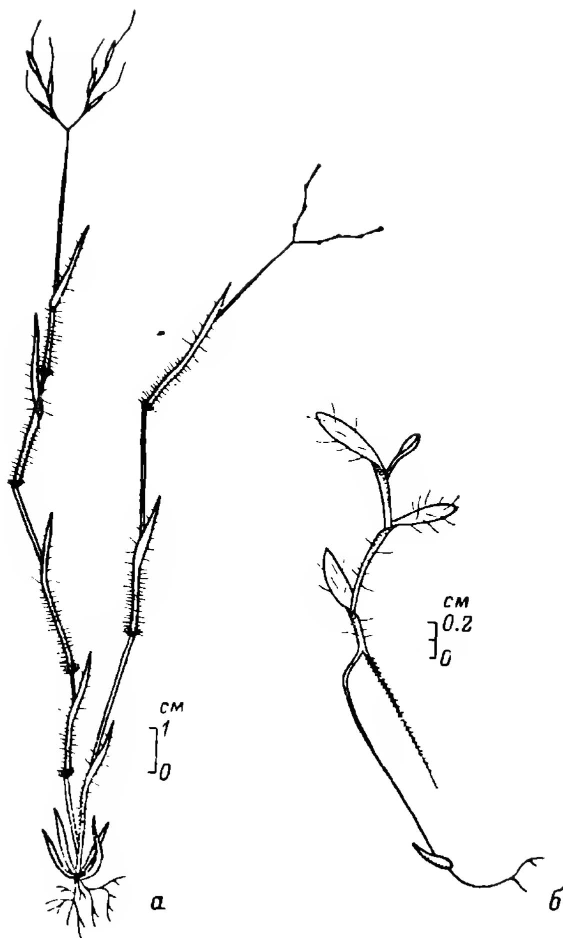


Рис. 1. *Dimeria neglecta.*
а — общий вид, *б* — проросток.

вегетации, так что к моменту осыпания плодов верхнее междоузлие ориентировано почти горизонтально.

Ввиду того что *D. neglecta* имеет некоторое внешнее сходство с видами рода *Arthraxon* Beauv. (подтриба *Arthraxoninae* Benth.), например с *A. langsdorffii* (Trin.) Roshev., широко распространенным в Приморском крае, мы сочли целесообразным представить на рисунках в сравнительном плане оба вида (рис. 1—3).[1] *A. langsdorffii* — обычный в Приморье позднелетне-осенний однолетник, в массе развивающийся к концу лета на сыроватых, большей частью вторичных местообитаниях, свободных от древесно-кустарниковой растительности. Мелкие экземпляры его, в особенности из загущенного травостоя, нередко принимались коллекторами за *Dimeria neglecta* (Воробьев, 1982). Характерно, что первоначально типовые образцы *D. neglecta* в гербарии были отнесены Д. П. Воробьевым предположительно к роду *Arthraxon*. Однако у рода *Arthraxon* имеется рудимент второго колоска в узлах веточек соцветия (рис. 3, *б*), совершенно отсутствующий у рода *Dimeria*, а сами веточки в числе обычно свыше 2 при плодах распадаются по сочленениям; пластинки листьев сердцевидно-ланцетные.

Популяция *D. neglecta* на о. Путятина была подробно обследована Н. С. Пробатовой и С. С. Харкевичем в августе—сентябре 1982 г. при участии автора вида — Цвелева.

---

[1] Рисунки выполнила с натуры Т. В. Клычкова.

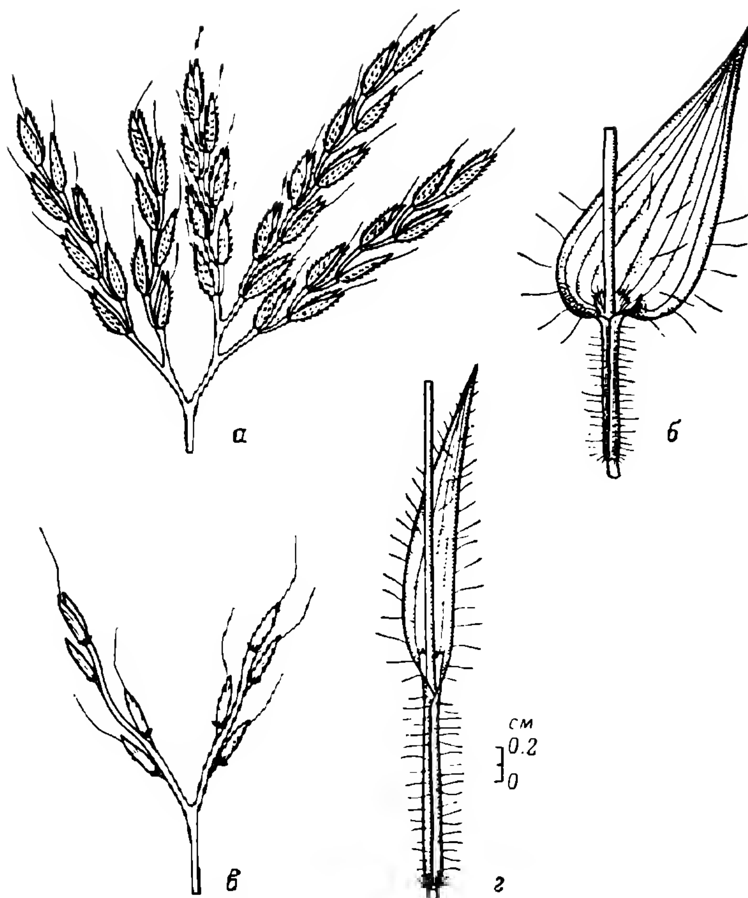


Рис. 2. Соцветие и лист *Arthraxon langsdorffii* (*а*, *б*) и *Dimeria neglecta* (*в*,*г*).

О. Путятина находится в заливе Петра Великого, юго-восточнее о. Русский; на севере он отделен от материка проливом Стрелок. *D. neglecta* был обнаружен близ небольшого оз. Бразениевого (местное название — оз. Корейское) у восточного побережья острова; акватория озера — примерно 0.6 га, глубина его 70—100 см, берега заболочены; у берега озера развита сплавина с участием мхов. На сплавине в массе развивается димерия незамеченная,[2] так что крупные заросли этого злака находятся в наиболее увлажненных участках сплавины, где его травостой чрезвычайно загущен; они имеют вид мягких «войлочных» подушек, хорошо заметных в конце лета благодаря рыжевато-красной окраске.

Оз. Бразениевое, возле которого найден *D. neglecta*, по-видимому, лагунного происхождения. Акватория его быстро зарастает *Brasenia schreberi* J. F. Gmel.; имеются также виды родов *Potamogeton* L., *Sparganium* L., *Calla palustris* L., *Menyanthes trifoliata* L. и др. На сплавине, окружающей акваторию озера, вместе с димерией встречаются многие виды, характерные для восточно-азиатских болот, в том числе массово — *Rhynchospora faberi* C. B. Clarke, представленная здесь двумя формами — мелкой типовой и крупной f. *exigua* (Takeda) Ohwi et T. Koyama (определение А. Е. Кожевникова), *Eriocaulon chinorossicum* Kom., *E. decemflorum* Maxim., *Triadenum japonicum* (Blume) Makino, *Viola amurica* W. Beck., а также широко распространенные виды *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Parnassia palustris* L., *Carex limosa* L., *Comarum palustre* L., *Drosera rotundifolia* L. Характерно, что *Arthraxon langsdorffii* на сплавине отсутствует.

Второе достоверное местонахождение димерии на о. Путятина мы выявили северо-восточнее оз. Бразениевого, в соседней бухте Петух, где имеется зарос-

[2] Далее везде димерия.

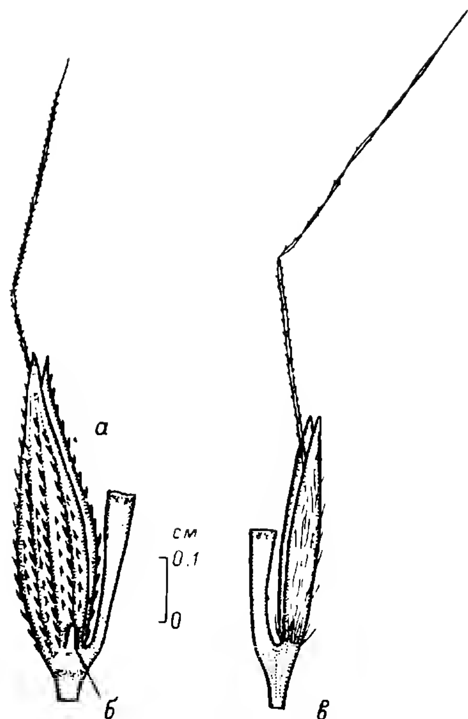


Рис. 3. Колоски *Arthraxon langsdorffii* (*а*, *б*) и *Dimeria neglecta* (*в*).

а — развитый колосок, *б* — рудимент второго колоска, *в* — колосок.

шее понижение на месте бывшего озерка. Однако здесь димерия вытесняется артраксоном Лангсдорфа (вероятно, вследствие изменения условий увлажнения) и сохранилась уже в очень небольшом обилии.

Условия обитания димерии на о. Путятина специфичны. На сплавине у оз. Бразениевого растения ее находятся частично (основанием) в воде, а созревшие зерновки осыпаются в воду. Цикл развития этого злака проходит в сжатые сроки — около 2 месяцев — примерно с середины июля до середины сентября. Зерновки, по-видимому, формируются очень рано. Собранные нами 3—4 IX 1982 узкие веретеновидные зерновки хорошо прорастали этой же осенью в чашках Петри (после 7—10-дневного выдерживания в увлажненном состоянии в холодильнике), однако в дальнейшем растения, высаженные в горшки, плохо развивались (вероятно, по причине отсутствия подходящего субстрата или укороченного светового дня).

Число хромосом у *Dimeria neglecta* 2n=14 (Пробатова, Соколовская, 1984) — диплоидное (при x=7), не характерное для трибы *Andropogoneae*, для которой обычны основные числа x=5, 9, 10, редко 7 и 8 («Хромосомные числа. . .», 1969), а первичным для трибы считается x=5 (Christopher, 1978). У видов рода *Arthraxon* мы выявили в Приморском крае и Приамурье 2n=36 при x=9 (Пробатова, Соколовская, 1981, 1984).

Примечательно, что для сравнительно близкого к *Dimeria neglecta* вида — *D. ornithopoda* Trin. — уже дважды сообщалось число хромосом n=7, выявленное как у var. *ornithopoda*, так и у var. *khaseana* Bor (Mehra. Kalia, 1975; Kalia, 1978), но в то же время для *D. ornithopoda* приводится также n=16 (Christopher, 1978); это заставляет предполагать, что у этого вида не только x=7, но также x=8, а для *D. fuscescens* Trin. — n=25 (Mehra, Kalia, 1975; Kalia, 1978). Столь противоречивые данные в отношении основных чисел хромосом (x) в роде *Dimeria*, и в частности у *D. ornithopoda*, нуждаются в дальнейших подтверждениях. Род *Dimeria* еще очень мало исследован в кариологическом отношении, так как он стал предметом изучения лишь в последнее десятилетие.

Некоторые авторы (Ohwi, 1965; Ворошилов, 1982) не считают *D. neglecta* самостоятельным видом, а рассматривают его как *D. ornithopoda* var. *tenera* Hack, представленную на о. Хоккайдо и других Японских островах. Согласно Цвелеву (1957), *D. neglecta* отличается от *D. ornithopoda* (широко распространенного также в Индии, Индонезии, Индокитае и на Филиппинах) такими существенными признаками, как более крупные (3.5—4 мм дл.) колоски и более длинные (8—12 мм дл.) ости (у *D. ornithopoda* колоски до 2.5 мм дл., ости — до 6 мм дл.). Цвелев сближает *D. neglecta* с японо-китайским видом *D. stipiformis* (Steud.) Miq., самые северные местонахождения которого находятся на юге п-ова Корея и о. Хоккайдо; он отличается от *D. neglecta* голыми (кроме каллуса) колосковыми чешуями и наличием узкого крыла вдоль киля верхней колосковой чешуи.

Полученное нами для *D. neglecta* число хромосом 2n=14 подтверждает близость этого вида к *D. ornithopoda*. Ввиду того, что основное число хромосом x=7 считается первичным у злаков (Цвелев, 1976), первичные диплоиды — *D. neg-*

lecta и *D. ornithopoda* — представляют исключительный интерес как древнейшие представители не только рода *Dimeria*, но, по-видимому, и всей трибы *Andropogoneae*.

Сообщества с *Dimeria neglecta* на о. Путятина несомненно являются реликтовыми. На островах залива Петра Великого, по всей вероятности, проходит северная граница ареала этого тропического рода. Димерия, по-видимому, существовала здесь постоянно, а в классическом местонахождении — на о. Русском — этот вид, возможно, исчез в связи с антропогенными изменениями местообитаний. Как выяснилось, *D. neglecta* занимает очень узкую экологическую нишу — переувлажненные местообитания на сплавинах — и является ярко выраженным гигрофитом в отличие от гигромезофита *Arthraxon langsdorffii*, который имеет довольно широкую экологическую амплитуду. Трудно, однако, объяснить отсутствие димерии на сплавине оз. Гусиного на о. Путятина, интересном благодаря местонахождению лотоса *Nelumbo nucifera* Gaertn. (*N. komarovii* Grossh.).

Димерия незамеченная пока известна только на островах юга Приморья, но не исключено, что она будет найдена также в материковой части его и на п-ове Корея. На Сахалине и Курильских островах не обнаружено не только видов рода димерия, но и артраксона. Что касается Японии, то для всей ее территории приводится как обычное растение *D. ornithopoda* var. *tenera*, причем под этим названием объединяются несколько критических видов, в том числе *D. stipiformis* и *D. neglecta* (Ohwi, 1965).

Ценопопуляция димерии незамеченной на о. Путятина уникальна и заслуживает охраны. Решением Приморского крайисполкома народных депутатов № 27 от 20 I 1984 оз. Бразениевое объявлено памятником природы ввиду произрастания здесь целого ряда редких реликтовых видов, и в первую очередь бразении Шребера как вида, находящегося под угрозой вымирания и подлежащего охране (Харкевич, Качура, 1981). Произрастание здесь таких редких видов, как *Dimeria neglecta*, *Rhynchospora faberi*, а также нескольких видов рода *Eriocaulon* L., придает этому памятнику природы большую природоохранную ценность.

ЛИТЕРАТУРА

Воробьев Д. П. Определитель сосудистых растений окрестностей Владивостока. Л.: Наука, 1982. 254 с. — *Ворошилов В. Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 762 с. — *Пробатова Н. С., Соколовская А. П.* Кариологическое исследование сосудистых растений островов Дальневосточного государственного морского заповедника. — В кн.: Цветковые растения островов Дальневосточного морского заповедника. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981, с. 92—114. — *Пробатова Н. С., Соколовская А. П.* Числа хромосом представителей семейств *Butomaceae*, *Papaveraceae* и *Poaceae* с Дальнего Востока СССР. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 3, с. 410—412. — *Харкевич С. С., Качура Н. Н.* Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. М.: Наука, 1981. 234 с. — *Хромосомные* числа цветковых растений / Под ред. Ан. А. Федорова. Л.: Наука, 1969. 928 с. — *Цвелев Н. Н.* Заметки о злаках флоры СССР. 6. Новый вид рода *Dimeria* R. Br. в СССР. — Бот. материалы (Ленинград), 1957, т. 18, с. 30—33. — *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с. — *Christopher J.* Studies on the cytology and phylogeny of Scuth Indian grasses. IV. Subfamily *Panicoideae*; tribes *Andropogoneae* and *Maydeae*. — Cytologia, 1978, vol. 43, N 2, p. 273—287. — *Kalia V.* Cytological investigations in some grasses of North-Eastern India. Tribes: *Andropogoneae*, *Arundineae*, *Oryzeae*, *Arundinelleae*, *Chlorideae*, *Eragrosteae* and *Sporoboleae*. Ph. D. Thesis, Panjab Univ., 1978. 175 p. — *Mehra P. N., Kalia V.* In: IOPB chromosome number reports, XLIX. — Taxon, 1975. vol. 24. p. 511. — *Ohwi J.* Flora of Japan. Washington, 1965. 1067 p. — *Willis J. C.* A dictionary of the flowering plants and ferns. Cambridge, 1966. 1214 p.

Тихоокеанский институт географии,
Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 10 XII 1984.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 581.524 : 582.86 (571.151)

Э. А. Ершова, В. М. Ханминчун

ФИТОЦЕНОЗЫ С *STELLEROPSIS ALTAICA* (*THYMELAEACEAE*) В ГОРНОМ АЛТАЕ, НУЖДАЮЩИЕСЯ В ОХРАНЕ

E. A. YERSHOVA, V. M. KHANMINCHUN. PHYTOCOENOSES WITH *STELLEROPSIS ALTAICA* (*THYMELAEACEAE*) IN THE MOUNTAINOUS ALTAI, TO BE PROTECTED

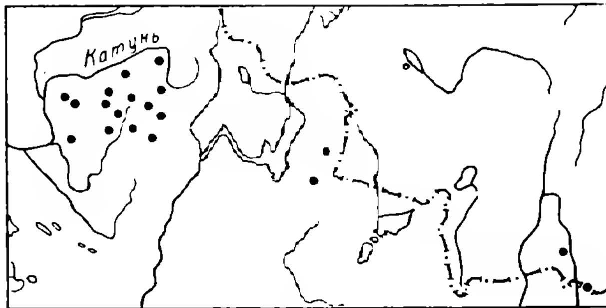
Характеризуются сообщества с доминированием редкого эндемичного вида *Stelleropsis altaica*, впервые описанные в Северном и Центральном Алтае. Приводится конкретное описание слабонарушенного сообщества с рекомендацией включения его в состав охраняемых памятников природы.

Проблема сохранения всего таксономического разнообразия растительного мира и экологического разнообразия ландшафтов, необходимых для эволюции биологических видов и филоценогенеза растительных сообществ, — одна из важнейших задач современной геоботаники и флористики. Большое число видов, находящихся уже в настоящее время в угрожаемом состоянии, относятся к эндемикам или сокращающим численность популяций (Малышев, Соболевская, 1983) и занесены в «Красную книгу СССР» (1978), «Редкие и исчезающие растения Сибири» (1980) и другие региональные сводки. И все же это не полный список видов, нуждающихся в охране. В процессе работы выявляются все новые и новые виды и сообщества. В. Н. Голубев (1982) отмечал, что все сообщества с эндемичными видами, выполняющими функции облигатных структурных элементов, должны быть отнесены к категории абсолютной редкости, нуждающимися в гарантированной охране. К ним следует отнести и сообщества со стеллеропсисом алтайским *Stelleropsis altaica* (Thieb.) Pobed.

Род *Stelleropsis* Pobed., выделенный Е. Г. Победимовой (1949) из рода *Stellera* L., содержит 18 видов (Willis, 1980), из них 8 встречаются во флоре СССР: на Алтае, в Средней Азии и на Кавказе. Ранее, до обработки рода Победимовой, все образцы с Алтая (Крылов, 1935) и гор Средней Азии (Тарбагатай, Джунгарский Алатау, Тянь-Шань) определялись как *Stellera altaica* Thieb. Она описала три викарирующих вида из родства *Stelleropsis altaica*: *S. tarbagataica*, *S. tianschanica*, *S. issykkulensis*. Современный ареал *S. altaica* в горах Средней Азии локализован в восточной части Джунгарского Алатау и Тянь-Шане, в Сибири он ограничен Северо-Западным и Центральным Алтаем (см. рисунок).

Стеллеропсис алтайский — среднеазиатско-алтайский эндемик. Это многолетнее растение с толстым многоглавым корневищем и многочисленными неветвистыми стеблями, несущими на верхушке цветки, собранные в довольно плотные, позднее вытянутые кисти (3—7 см). Цветки имеют окраску от бело-розовой до лиловой, с сильным ароматом, напоминающим гвоздику. Растение декоративное, характеризуется пониженной способностью к возобновлению. Интродукция его в Ботанический сад Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР закончилась безуспешно (Победимова, 1949). Важны сохранение этого вида в природе и дальнейшие исследования по интродукции с целью увеличения ассортимента цветочных растений в зеленом строительстве.

Согласно характеристике Победимовой (1950), этот вид встречается в степных и луговых сообществах, где не образует сплошного покрова и не бывает фоновым растением, а его кустики лишь единично рассеяны в травяном покрове. В условиях Горного Алтая мы описали фитоценозы, где стеллеропсис алтайский



Ареал *Stelleropsis altaica.*
По Е. Г. Победимовой (1949, 1950) и нашим данным.

встречается в роли как доминанта и содоминанта, так и сопутствующего вида в травостое степных сообществ, формирующихся в нижней части лесного пояса по склонам южных экспозиций. Эти сообщества занимают небольшие площади в северной и центральной частях Алтая, имеют прерывистый характер, что приводит по мере увеличения антропогенной нагрузки к их разрушению. Скот не поедает стеллеропсис алтайский, но при интенсивном выпасе растения вытаптываются и вид сокращает свое обилие. Вероятно, это одна из причин, ограничивающих его фитоценотическую роль. Он редко формирует сообщества, обычно выступает в роли содоминанта или ассектатора в травостое стоповидноосоковых, ирисовых, злаковых и разнотравных луговых каменистых степей. Мы описали ряд таких сообществ в Усть-Канском и Усть-Коксинском районах на хребтах Теректинском, Бащелакском и Ануйском.

В качестве примера фитоценозов с доминированием стеллеропсиса алтайского приводим описание (14Е) осоково-ирисово-стеллеропсисовой луговой каменистой степи, сделанное 20 VI 1982 в 7 км северо-западнее с. Яконур Усть-Канского р-на на южном склоне отрогов Бащелакского хребта, крутизна 8—10°. Почва — горный чернозем, маломощная, щебнистая.

Средняя высота травостоя 20—25 см, проективное покрытие 70—75 %. Беловато-лиловый аспект создает цветущий в массе стеллеропсис алтайский. Местами выделяются желтые и синие пятна от обильно цветущих *Onosma simplicissima*, *Alyssum obovatum*, *Dracocephalum peregrinum*, *Schizonepeta multifida*. Ниже по склону, у самого подножия, с увеличением мощности почвы стеллеропсис алтайский уступает господство ирису русскому и осоке стоповидной. В травостое первый ярус почти не сформирован, он представлен отдельными генеративными побегами злаков и редким разнотравьем. Доминируют растения второго яруса. Небольшими группами вблизи выходов материнских пород растут кустарники: *Berberis sibirica*, *Spiraea trilobata*, *Cotoneaster melanocarpus*, *Caragana altaica*.

В сообществе отмечены следующие виды: *Stipa pennata* (sol.), *Koeleria cristata* (sp.), *Poa attenuata* (sol.), *Carex pediformis* (cop.), *Allium nutans* (sol.), *Iris humilis* (sol.), *I. ruthenica* (cop.), *Gypsophila altissima* (sol.), *Aconitum barbatum* (sol.—sp.), *Thalictrum foetidum* (sp.), *Th. petaloideum* (sol.), *Erysimum flavum* (sol.), *Clausia aprica* (sol.), *Alyssum obovatum* (sp.), *Potentilla acaulis* ($sp_{gr.}$), *P. bifurca* (sol.), *Astragalus danicus* (sol.), *Oxytropis* sp. (sol.), *Hedysarum gmelinii* (sol.), *Polygala sibirica* (sol.), *Bupleurum multinerve* (sol.), *Peucedanum baicalense* (sp.), *Goniolimon speciosum* (sol.), *Gentiana decumbens* (sol.), *Onosma simplicissima* (sol.), *Eritrichium pectinatum* (sp.), *Scutellaria supina* (sol.), *Schizonepeta multifida* (sp.), *Dracocephalum peregrinum* (sp.—sol.), *Phlomis tuberosa* (sp.), *Plantago stepposa* (sol.), *Galium paniculatum* (sol.), *G. verum* (sp.), *Stelleropsis altaica* ($cop._2$), *Campanula sibirica* (sol.), *Aster alpinus* (sp.), *Artemisia commutata* (sol.—sp.), *A. gmelinii* (sp.), *Centaurea sibirica* (sol.), *Echinops humilis* (sol.).

В общем списке растений, зарегистрированных в сообществах с доминированием стеллеропсиса алтайского, отмечены 65 видов сосудистых растений, среди них особенно обильны *Stipa pennata*, *Carex pediformis*, *Iris ruthenica*, *Artemisia gmelinii*. К наиболее постоянно встречающимся видам можно отнести *Koeleria cristata*, *Poa attenuata*, *Thalictrum petaloideum*, *Alyssum obovatum*, *Potentilla*

acaulis, *P. bifurca*, *Goniolimon speciosum*, *Onosma simplicissima*, *Eritrichium pectinatum*, *Schizonepeta multifida*, *Phlomis tuberosa*, *Artemisia commutata*, *Centaurea sibirica*. Это — комплекс видов степных экотопов, играющих значительную роль в сложении растительности горных степей. В качестве доминанта в условиях Горного Алтая стеллеропсис алтайский выступает лишь в горных степях. В более мезофитных сообществах он имеет незначительное обилие, что подтверждается также данными А. В. Куминовой (1960).

Описанное нами выше сообщество занимает площадь несколько гектаров и в настоящее время слабо нарушено. Располагаясь вблизи пашни, оно испытывает незначительное антропогенное воздействие. Его можно рекомендовать для заповедания в качестве памятника природы или включить в территорию заповедных эталонных участков в землепользовании колхоза «Имени XXII партсъезда» Усть-Канского р-на, а вид *Stelleropsis altaica* включить в «Красную книгу РСФСР». Кроме стеллеропсиса алтайского, здесь отмечены другие виды, отнесенные к категории редких и исчезающих: *Stipa pennata*, *Iris humilis*, *Allium nutans* («Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране», 1981).

ЛИТЕРАТУРА

Голубев В. Н. К обоснованию принципов редкости растительных сообществ. — В кн.: Охрана растительных сообществ редких и находящихся под угрозой исчезновения экосистем. М., 1982, с. 10—12. — *Красная* книга СССР. М.: Лесн. пром-сть, 1978. 459 с. — *Крылов П. Н.* Флора Западной Сибири, Т. 8. Томск, 1935. 1949 с. — *Куминова А. В.* Растительный покров Алтая. Новосибирск: Наука, 1960. 450 с. — *Малышев Л. И.*, *Соболевская К. А.* О программе «Биология нуждающихся в государственной охране растений Сибири». — Бот. журн., 1983, т. 68, № 4, с. 541—545. — *Победимова Е. Г.* Сем. *Thymelaeaceae*. — Флора СССР. Т. 15. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949, с. 503—504. — *Победимова Е. Г.* Новый род *Stelleropsis* Pobed. из сем. *Thymelaeaceae*. — Бот. мат. Гербария БИН АН СССР, т. 12. М.; Л.: 1950, с. 144—163. — *Редкие* и исчезающие растения Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. 224 с. — *Редкие* и исчезающие растения флоры СССР, нуждающиеся в охране. Л.: Наука, 1981. 261 с. — *Willis J. C.* A dictionary of the flowering plants and ferns. Cambridge Univ. Press, 1980, p. 1098.

Центральный сибирский
ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 27 VIII 1984.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 56 : 581.9 : 763.3+781.4 (98)

Л. Ю. Буданцев. История арктической флоры эпохи раннего кайнофита. — Л.: Наука, 1983. 156 с.

A. G. ABLAEV. *L. Yu. BUDANTSEV.* A HISTORY OF THE ARCTIC FLORA OF EARLY KAINOPHYTIC. 1983

Настоящая работа, как подчеркивает автор, представляет собой первую сводку в планируемой к выпуску серии по кайнофитным флорам арктических районов Земли. В кратком, но весьма информативном «Введении» рисуется общая картина изученности растительного мира Арктики — особенности формирования флор с учетом физико-географической обстановки, характер изменения их во времени, пути расселения; одновременно поднимается целый ряд проблем, решение которых позволит пролить свет на многие феномены высокоширотных флор северного полушария.

Книга состоит из 7 глав, посвященных историческому пути развития арктической флоры эпохи раннего кайнофита (поздний сеноман—эоцен), с подробным изложением трансформации систематического состава флор как по латерали так и по вертикали. В первой главе в хронологическом порядке разбираются взгляды исследователей о составе арктических флор, возрасте и корреляции. Данный экскурс к историю не выглядит стандартным (и, как правило, скучным), поскольку в обсуждение вовлечены результаты новейших исследований, комментируемые автором на высоком профессиональном уровне.

В следующей главе рассматриваются конкретные тафофлоры — элементарные палеофлористические единицы арктического кайнофита. Описано всего 25 тафофлор, скоррелированных между собой и размещенных в сводной таблице в сукцессионном ряду. Описание включает освещение стратиграфической позиции флороносных слоев, систематического состава и возраста флоры.

Открытие Л. Ю. Буданцевым термофильных таксонов в чемурнаутской флоре Камчатки позволило с меньшими погрешностями провести сопоставление с теплолюбивыми флорами эоцена из других районов Арктики. Вместе с тем требуется дальнейшее уточнение возрастных границ барыковской, валижгенской, юконской, колымской, аляскинской, хараулахской, матануской флор.

Фитогеографическое районирование бореальной области приводится в третьей главе. Следует заметить, что до настоящего времени весьма сложными остаются вопросы фитогеографического районирования, без правильного решения которых «невозможны полноценные палеогеографические реконструкции» (Вахрамеев и др., 1970 : 12),[1] поскольку во взглядах на принципы и методы районирования флористических систем единство отсутствует.

Аргументированным выглядит направление, в котором учтены специфика типа растительности, виды индикаторного значения и их экологические особенности, географическая среда в целом. Иными словами, здесь первостепенная значимость придается изучению систематической структуры и ботанико-географическому (геоботаническому) анализу флоры. А. Л. Тахтаджян в работе «Флористические области Земли» (1978) подчеркнул, что за основу флористического районирования следует принять характер распространения таксонов, при этом надо обратить внимание и на распространение растительных формаций.

---

[1] Библиография работ, цитируемых Л. Ю. Буданцевым, в данной рецензии не приводится.

Автор в своих фитогеографических построениях, анализируя арктическую флору раннего кайнофита, учитывал как флористические (ареалы таксонов), так и геоботанические (ареалы фитоценозов) характеристики: установлены фитогеографические единицы различного ранга и вскрыты закономерности в развитии фитохорионов в пространственно-временном плане.

Согласно представлениям Буданцева, умеренная флора арктического типа в позднем мелу входила в состав Бореальной Палеофлористической области (с Бореально-Пацифической и Бореально-Атлантической подобластями). На востоке Азии он выделяет Чулымо-Енисейскую, Лено-Вилюйскую, Берингийскую и Сахалинско-Японскую провинции.

Эта схема флористического районирования отличается от известных схем прежде всего выделением Берингийской провинции. Напомним, что большинство дальневосточных территорий СССР (Сихотэ-Алинь, Сахалин, Чукотка, Корякское нагорье, Камчатка, верховье р. Колымы), а также Япония — по В. А. Вахрамееву — входили в Тихоокеанскую палеофлористическую провинцию Сибирской области с теплоумеренным климатом. Главными особенностями флор этой провинции в отличие от одновозрастных флор смежных провинций, в частности Восточно-Сибирской (куда входила Чулымо-Енисейская провинция, в интерпретации Буданцева), являются широкое распространение папоротников и нильссоний, наличие многих реликтовых растений (*Sphenobaiera*, *Czekanowskia*, *Phoenicopsis* и др.), сохранившихся с раннего мела на Тихоокеанском побережье.

Конечно, Вахрамеев не мог не видеть определенные различия в пространственном размещении таксонов в пределах Тихоокеанской провинции. Именно это обстоятельство побудило его выделить на севере Камчатско-Чукотскую подпровинцию (на основании обнаружения *Macclintockia*, *Cephalotaxopsis*, крупнолистных креднерий и псевдопротофиллумов), а на юге — Сахалинско-Японскую (с превалированием глейхений, наличием *Bauhinia*, *Sassafras*, *Protophyllocladus*).

Буданцев повысил хориономический ранг этих подпровинций до уровня провинций (с иными названиями), подчеркнув их самобытность.

По мере накопления данных по систематическому составу кайнофитных флор Дальнего Востока, уточнению господствующих растительных формаций безусловно будут внесены коррективы в вопросы флористического районирования. На данном этапе изученности выводы Буданцева выглядят достаточно обоснованными. Своеобразие флористического спектра Берингийской провинции в раннем палеогене еще более усиливается, одновременно еще больше теряются прямые фитогеографические связи с Сахалинско-Японской провинцией.

В работе подчеркивается сохранение в основных чертах преемственности раннетретичных флор от позднемеловых: мел-палеогеновый рубеж, с точки зрения смены систематического состава, знаменательным назвать нельзя — вскрыта постепенная, без заметных скачков эволюция флор «переходного» периода с сохранением в основном той же широтной и поясной фитогеографической дифференциации. Те же особенности в динамике флоры отмечены нашими исследованиями по кайнофитным флорам Япономорского региона (Аблаев, 1978).

В главе четвертой проанализирован и обобщен материал по композиционному составу и географии таксонов арктической флоры раннего кайнофита. Глава представляет большой интерес, именно здесь выносятся на обсуждение вопросы таксономии и систематики позднемеловых и раннепалеогеновых флор Арктики, включающих более 500 видов высших растений. Оперируя собственным обширным коллекционным материалом (коллекции растений собраны на Шпицбергене, Земле Франца-Иосифа, Новосибирских островах, Камчатке, в нижнем течении р. Лены и т. д.), Буданцев провел большую работу ревизионного плана — около 200 таксонов переведено в синонимику, по разным причинам примерно такое же число таксонов отвергнуто в качестве самостоятельных.

Содержательна последующая глава, в которой ведется разбор исторического пути развития арктической флоры: выделены этапы, фиксирующие степень эволюционной продвинутости и климатогенной сукцессии, и эпохи наиболее существенных палеогеографических перестроек. Эволюционные преобразования флоры с сохранением преемственности на всех исторических этапах ее развития, по Буданцеву, стимулировались жизнедеятельностью самой растительности

и изменением условий среды; в монографии они классифицируются как эндогенные и экзогенные факторы (с. 115).

Многопланово, с привлечением громадного фактического материала в главе обсуждаются заключительные этапы развития арктической флоры раннего кайнофита. На паланско-атанекердлукском этапе (палеоцен—эоцен), особенно в заключительную фазу развития раннекайнофитной флоры, совпавшую с климатическим оптимумом эоцена, фиксируются качественные изменения в составе флоры, которые выразились в повсеместном распространении и доминировании видов естественных родов с одновременным приобретением признаков глубокой специализации.

В данной главе и следующей «О судьбах арктической палеофлоры в эпоху позднего кайнофита» подчеркивается, что именно высокая степень специализации растений, оказавшихся жестко детерминированными к определенной физико-географической среде, явилась роковой с наступлением похолодания в конце эоцена.

На наш взгляд, причину вымирания флор арктического бассейна в раннем кайнофите следует искать во внутрисистемных противоречиях организованной совокупности живой материи при непрерывно меняющихся условиях обитания, не привлекая доктрины неспециализированных, которая далеко не всегда подтверждается палеонтологическими документами (Татаринов, 1983).

Сомнение вызывает утверждение Буданцева (с. 126) о наличии контрастной дифференциации растительного покрова в конце раннего кайнофита, совпавшей с общим потеплением климата. В период потепления, напротив, происходят нивелировка широтной поясности и широкие пространственные перемещения таксонов, что впрочем признает и сам автор (с. 128), говоря о нерезкой границе между бореальными и арктическими флорами вследствие широкого флористического обмена между южными и северными районами.

Вполне понятны аргументы автора (с. 128), подчеркивающего, что бореальный тип меловой флоры в северной Азии, названный А. Н. Криштофовичем «цагаянским», сформировался под сильным влиянием арктической флоры берингийского типа. Очевидно, противоположная точка зрения не более уязвима, во всяком случае с позиции специалиста, занимающегося изучением флор теплоумеренной зоны Евразии, она выглядела бы достаточно веской.

В последней, седьмой главе описываются новые таксоны раннего кайнофита. Описание отличается лаконизмом, сочетающимся с большой информативностью. Непонятны лишь мотивы исключения из описаний традиционного раздела «Сравнение».

Итак, можно с удовлетворением заключить, что работа Буданцева бесспорно является крупным вкладом в палеофлористику Арктики эпохи кайнофита. Положено хорошее начало реализации замыслов А. Н. Криштофовича о необходимости планомерного изучения ископаемых арктических флор.

А. Г. Аблаев.

Тихоокеанский океанологический институт ДВНЦ АН СССР, Владивосток.

Получено 6 VIII 1984.

УДК 0.19.941 : 002.01 : 581.162.1 : 582.35+581.33/.2 : (582.42/.47+582.52/59) (47)
Бот. журн., т. 70, № 9.

Л. А. Куприянова, Л. А. Алешина. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. Т. 1. — Л.: Наука, 1972. 171 с. Т. 1300. Ц. 2 р. 12 к. — **Л. А. Куприянова, Л. А. Алешина. Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР.** Lamiaceae—Zygophyllaceae. — Л.: Наука, 1978. 184 с. Т. 1100. Ц. 2 р. — **А. Е. Бобров, Л. А. Куприянова, М. В. Литвинцева, В. Ф. Тарасевич. Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений флоры европейской части СССР.** — Л.: Наука, 1983. 208 с. Т. 1000. Ц. 3 р. 10 к.

G. M. LEVKOVSKAYA. *L. A. KUPRYANOVA, L. A. ALYOSHINA.* POLLEN AND SPORES OF PLANTS OF THE FLORA OF THE EUROPEAN PART OF THE USSR. VOL. 1. 1972. — *L. A. KUPRYANOVA, L. A. ALYOSHINA.* POLLEN OF THE DICOTYLEDONS OF THE FLORA OF THE EUROPEAN PART OF THE USSR. 1978. — *A. E. BOBROV, L. A. KUPRYANOVA, M. V. LITVINTZEVA, V. F. TARASEVICH.* SPORES OF PTERIDOPHYTES AND POLLEN OF GYMNOSPERMS AND MONOCOTYLEDONS OF THE FLORA OF THE EUROPEAN PART OF THE USSR. 1983.

В 1972, 1978 и 1983 годах вышли три тома издания «Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР» под научным руководством и редакцией известного советского палинолога Л. А. Куприяновой.

Издание было предпринято по заказу Министерства геологии и охраны недр, которому требовалось руководство по морфологии пыльцы и спор для палинологов-аналитиков, и с этой просьбой оно обратилось в АН СССР. В связи с этим при подготовке руководства была поставлена задача — описать пыльцу и споры важнейших представителей всех семейств, произрастающих в различных растительных зонах европейской части СССР.

В трех книгах руководства приведен обширный фактический материал. Охарактеризованы пыльца и споры наиболее типичных растений тундровой, лесной, лесостепной, степной и пустынной зон, приуроченных к разнообразным местообитаниям — лесам, верховым и низинным болотам, различным типам лугов, берегам морей, рек и озер, дюнам, солончакам или солонцам, различным типам склонов. Авторы описали пыльцу сорных и культурных растений, реликтовых и эндемичных видов, а также растений-эдификаторов растительных формаций и ассоциаций.

Описание пыльцы двудольных растений (566 видов, принадлежащих к 367 родам и 109 семействам) приведено в первом и втором томах. В третьем томе рассматриваются морфологические особенности пыльцы однодольных и голосеменных растений, а также спор папоротникообразных. В этом томе охарактеризованы 320 видов, относящихся более чем к 170 родам из 56 семейств. Двудольные обработаны Л. А. Куприяновой и Л. А. Алешиной, однодольные — Л. А. Куприяновой и В. Ф. Тарасевич, голосеменные — М. В. Литвинцевой, папоротникообразные — А. Е. Бобровым, который является автором обработки этой группы во флоре европейской части СССР (Бобров, 1974).

Рецензии на первые два тома были опубликованы в «Ботаническом журнале» (Тарасевич, 1976; Хлонова и др., 1980) и в журнале «Review of palaeobotany and palynology», выходящем в Голландии (Praglowski, 1980).

Издание начинается с раздела «Органография», написанного Л. А. Куприяновой. В нем разъяснены палиноморфологические термины, указаны их латинские названия, в конспективном виде рассмотрены общие вопросы морфологии пыльцы и спор (классификация типов полярности, симметрии, формы, очертаний, апертур, спородермы, приведена схема скульптурных и текстурных образований экзины и т. д.). Некоторые дополнительные термины, употребляемые при описании трех генетически глубоко различных групп растений — папоротникообразных, голосеменных и однодольных, приведены также в третьем томе. Общие морфологические разработки обеспечили единообразие и сопоставимость описания пыльцы и спор во всех трех томах.

Огромный фактический материал легко доступен для читателей. Он изложен по алфавиту. Для каждого вида приведены сведения о привязанности его к современным местообитаниям, что помогает палинологам-аналитикам при рекон-

струировании растительного покрова прошлого. Для ряда семейств и родов (*Campanulaceae*, *Onagraceae*, *Pyrolaceae*, *Cyperaceae*, *Betula*, *Nymphaea*, *Plantago*, *Polygala*, *Ulmus*, *Lycopodium* и других) разработаны ключи, которые позволяют более точно определять ископаемую пыльцу. Однако для большинства семейств ключи, к сожалению, не составлены. Частично это связано с тем, что некоторые семейства и роды представлены в издании сравнительно небольшим числом видов.

Издание является ценным библиографическим справочником советской и зарубежной литературы по палиноморфологии. Только в третьем томе даны ссылки на 81 работу советских авторов и 130 зарубежных.

Все три тома богато иллюстрированы. Большинство описаний сопровождается микрофотографиями пыльцы или спор. Кроме того, для многих видов приведены рисунки, а также микрографии, выполненные с помощью электронного сканирующего микроскопа (СЭМ). В трех томах издания содержится 2076 микрофотографий, 180 рисунков и 209 микрографий. Данное руководство отличает также прекрасное качество иллюстраций, выполненных под руководством и при непосредственном участии авторов обработок фотографом Б. Т. Шапковым, художницами Т. А. Темкиной, Р. А. Лейкиной и сотрудниками кабинета сканирующей электронной микроскопии отдела высших растений БИНа.

Нередко высказывается мнение, что в век электронной сканирующей микроскопии не нужны палиноморфологические описания, выполненные с применением светового микроскопа. В то же время палинологи-аналитики, занимающиеся спорово-пыльцевым анализом четвертичных и неогеновых отложений, массовые анализы могут выполнять только на световом микроскопе. Данное издание ценно тем, что многие морфологические описания выполнены одновременно на уровне сканирующей электронной и световой микроскопии.

Широкая программа с применением СЭМ позволила изучить пыльцевые зерна и споры при очень больших увеличениях (до 10 000 и более).

Для ряда видов подобные исследования выполнены впервые. В результате получена разнообразная новая информация по морфологии пыльцы и спор. Так, пыльца злаков при изучении скульптуры поверхности ее зерен в световом микроскопе казалась весьма однообразной. Исследование с помощью СЭМ пыльцы важнейших пищевых и кормовых культур, сорняков и других видов злаков позволило выявить три типа скульптуры у пыльцевых зерен этого обширного семейства. Впервые обнаружена мозаичная скульптура у *Avena sativa* L. сорт «Аккорд» и у *Zea mays* L.

Благодаря применению СЭМ получены интересные сведения, касающиеся вопросов эволюционной морфологии пыльцы. У некоторых пыльцевых зерен зафиксированы своеобразные микрорудименты (нефункционирующие образования): вилочка (*furcilla*) у *Nymphaea minoriflora* (Simonk.) Wissjul., трехлучевой знак у пыльцевых зерен граба и т. д.

Большое внимание в работе уделено вопросам морфологической изменчивости пыльцы и спор. Материал для исследований отбирали из различных частей ареалов. В препаратах определяли соотношение нормально развитых, деформированных и стерильных зерен. Установлена морфологическая изменчивость пыльцы, собранной из различных частей ареалов, у *Tilia cordata*, *Nymphaea tetragona*, *Calla palustris* и др. Сведения о содержании в препаратах деформированных и стерильных зерен важны для изучения процессов гибридизации и апомиксиса. К сожалению, как правило, не описан характер деформированности зерен, не указана специфика условий произрастания растений с деформированной пыльцой. Между тем эти материалы могли бы стать источником важной информации не только для специалистов, занимающихся вопросами гибридизации, но также для палеогеографов, реконструирующих на основе палеоботанических данных изменения границ ареалов, флору, растительность, почвенные и климатические условия прошлого, поскольку деформированная пыльца в массе встречается в ископаемом состоянии.

Материалы по палиноморфологии 886 видов, приведенные в издании, дают новую информацию для систематиков растений. Впервые установлены 5 типов пыльцы осоковых, отмечено своеобразие скульптуры пыльцевых зерен видов рода *Fimbristylis*. Оказалось, что среди однодольных по морфологии пыльцы хо-

ронно различаются виды родов *Convallaria*, *Lilium*, *Fritillaria*, *Tulipa*, *Iris*, а виды других семейств различаются в меньшей степени. Подобных примеров можно привести десятки.

Таким образом, рецензируемый труд свидетельствует о больших достижениях советской палинологии. Он полезен для широкого круга исследователей — практиков-палинологов, занимающихся спорово-пыльцевым анализом в геологических и археологических учреждениях, а также флористов, систематиков, палиноморфологов, растениеводов, аллергологов. Большой интерес к этому изданию проявляют и зарубежные коллеги.

К сожалению, тираж издания недостаточен для того, чтобы удовлетворить специалистов, поэтому крайне желательно переиздать все три тома.

ЛИТЕРАТУРА

Бобров А. Е. Плаунообразные, хвощеобразные, папоротникообразные. — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 1. Л.: Наука, 1974, с. 54—99. — *Тарасевич В. Ф.* Рец.: Л. А. Куприянова, Л. А. Алешина. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. Т. 1. Л.: Наука, 1972. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 2, с. 284—288. — *Хлонова А. Ф.*, *Волкова В. С.*, *Кулькова И. А.* Рец.: Л. А. Куприянова, Л. А. Алешина. Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. Л.: Наука, 1978. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 2, с. 288—290. — *Praglowski J.* Pollen Dicotyledonearum Florae Partis Europaeae URSS. — Rev. Palaeobot. and Palynol., 1980, vol. 29, N 1/2, p. 154—155.

Г. М. Левковская

Ленинградское отделение
Института археологии АН СССР.

Получено 11 III 1984.

ХРОНИКА

УДК 006.3 : 581.8

I ВСЕСОЮЗНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ ПО АНАТОМИИ РАСТЕНИЙ

(Ленинград, 10—12 X 1984)

E. N. NEMIROVICH-DANCHENKO, N. S. SNIGIREVSKAYA. THE FIRST ALL-UNION CONFERENCE ON PLANT ANATOMY (LENINGRAD, 10—12 X 1984)

Первая Всесоюзная конференция по анатомии растений, прошедшая с 10 по 12 октября 1984 г. в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде, была организована по решению и под эгидой научного совета АН СССР по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира». Инициатива в ее организации принадлежит секции структурной ботаники этого Совета, и в первую очередь ее председателю М. Ф. Даниловой, открывшей это совещание и во вступительной речи убедительно показавшей назревшую необходимость в координации исследований в области анатомии растений.

В работе совещания приняли участие 208 человек из 67 учреждений страны (18 — системы Академии наук, 19 — университеты, 12 — педагогические институты, 6 — сельскохозяйственные институты, 12 — другие учреждения и ведомства). Среди участников были ботаники Алма-Аты, Ашхабада, Баку, Батуми, Белгорода, Благовещенска, Бреста, Вильнюса, Владивостока, Воронежа, Грозного, Донецка, Душанбе, Елгавы, Еревана, Калуги, Киева, Кировабада, Кишинева, Костромы, Краснодара, Красноярска, Ленинграда, Львова, Минска, Москвы, Новосибирска, Петрозаводска, Полтавы, Риги, Ростова-на-Дону, Самарканда, Саранска, Свердловска, Симферополя, Сум, Сыктывкара, Тарту, Ташкента, Тбилиси, Томска, Тулы, Ульяновска, Уфы, Харькова, Ялты.

К открытию совещания были изданы тезисы докладов, которые прекрасно иллюстрируют основные направления и высокий методический уровень исследований, проводимых в настоящее время в нашей стране в области анатомии растений.

В рамках совещания работали 5 секций: сравнительная и эволюционная анатомия (куратор А. А. Яценко-Хмелевский), функциональная анатомия (куратор М. Ф. Данилова), экологическая анатомия (куратор М. П. Баранов), онтогенез (куратор М. М. Лодкина), общие проблемы и методы анатомии, подготовка кадров (куратор А. П. Меликян). На первых 4 секциях было сделано по 4 доклада, на последней — 5. В них были освещены все основные проблемы, волнующие в настоящее время анатомов страны. Активные выступления и горячие дискуссии продемонстрировали потребность в коллективном обсуждении наиболее актуальных вопросов, связанных с перспективами дальнейшего развития этой важной области структурной ботаники, а также в воспитании новых поколений анатомов.

Все секционные доклады были пленарными, в них участвовали представители всех секций.

На заседаниях секции сравнительной и эволюционной анатомии были заслушаны следующие доклады.

Ю. В. Гамалей (Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, БИН, Ленинград) в докладе «Комплексный подход в сравнительных исследованиях проводящей системы растений» на примере флоэмы проанализировал возможность сравнительной оценки проводящей системы сосудистых растений по совокупности структурных, биохимических и функциональных признаков. Он составил структурную типологию паренхимных (передаточных) клеток флоэмы, обеспечивающих загрузку и разгрузку проводящих элементов и контролирующих флоэмный транспорт в целом; показал связь структурных типов с механизмом загрузки и

разгрузки флоэмы, с транспортными формами сахаров, с другими функциональными и биохимическими особенностями проводящей системы, с жизненными формами и распространением сосудистых растений, а также рассмотрел перспективы использования комплекса этих признаков для решения эволюционных проблем.

В докладе **Л. И. Лотовой** (Московский государственный университет, МГУ) «Структурная эволюция флоэмы» была показана ее сопряженность с совершенствованием механизма транспорта ассимилятов путем функциональной специализации проводящих элементов. Эволюционные преобразования флоэмы шли в направлении удлинения проводящих элементов, увеличения поверхности разделяющих их стенок, их проницаемости за счет образования ситовидных полей, специализация которых сопровождалась уменьшением числа канальцев на единицу поверхности ситовидного поля и расширением их просветов. Исходным в эволюции проводящих элементов вторичной флоэмы семенных растений является тип флоэмы, свойственный папоротниковидным, у которых многочисленные ситовидные поля равномерно распределены по всем стенкам. Локализация ситовидных полей с широкими сквозными прямыми канальцами на конечных стенках, коррелировавшая с редукцией боковых ситовидных полей, привела к образованию члеников ситовидных трубок покрытосеменных. Что касается хвойных, их флоэма относится к особому направлению эволюции ситовидных элементов папоротникового типа. Между ситовидными и живыми паренхимными клетками флоэмы существует тесная физиологическая связь.

Н. С. Снигиревская (БИН) в докладе «Значение анатомических исследований для классификации и реконструкции вымерших растений» осветила широкие возможности анатомического метода в палеоботанике. На основании анатомического изучения окаменелых остатков предложена реконструкция археоптериса, широко распространенного в позднем девоне Донбасса. Сходство в строении древесины карбоновых голосеменных и археоптерисовых расценивается не как свидетельство их родственных связей, а как результат конвергенции — точечная поровость вторичной ксилемы в пикноксилических осевых органах скоррелирована с жизненной формой древесного растения. Анатомическое исследование окаменелых торфов в угольных пластах Донецкого бассейна дает ключ к познанию флоры и растительности карбона, а проблематичных окаменелостей в нижнетриасовых отложениях Тунгусского бассейна показало широкое распространение изоэтовых во флоре Ангариды.

В докладе **Е. Н. Немирович-Данченко** и **Л. Р. Петровой** (БИН) «Основные направления эволюции семян однодольных растений» проведен анализ анатомического строения семян 75 семейств однодольных растений. Показано, что в ходе приспособительной эволюции семян в разных таксонах по-разному изменяются и находятся в определенных соотношениях следующие признаки: степень развития производных наружного и внутреннего интегументов в семенной кожуре и их особенности (характер пигментации, наличие кристаллов и других включений); образование различного рода присемянников; развитие зародышевой крышечки (эмбриотеги); особенности строения и состава питательной ткани (эндосперма и перисперма); форма, размеры и уровень дифференцировки зародыша. На примере отдельных семейств и порядков обсуждаются примитивность и специализация ряда признаков строения семян.

На заседании секции функциональной анатомии были заслушаны следующие доклады.

М. Ф. Данилова (БИН) сделала доклад «О применении электронной микроскопии для разработки структурно-функциональных характеристик растительных тканей». Широкое использование данных ультраструктуры для выявления направлений специализации клеток как компонентов тканей не только обогатило гистологию растений новыми фактами, но и позволило углубить представление о взаимосвязи структуры и функции, сделать это представление в высшей степени достоверным. Электронно-микроскопические наблюдения растительных тканей, дифференцирующихся из меристемы, позволяют выявлять на субклеточном уровне структурные показатели тех биохимических изменений, которые лежат в основе функциональной специализации клеток и тканей. Смена функций, наблюдаемая в процессе жизнедеятельности ряда типов растительных клеток, также сопровождается вполне очевидными изменениями их ультраструктурных характеристик. В связи с этим данные электронной микроскопии представляются необходимыми при разработке одной из актуальнейших общебиологических проблем — дифференциации на клеточном и тканевом уровнях.

В. Б. Иванов (Институт общей и неорганической химии АН СССР, Москва) в докладе «Анализ клеточного роста в апикальных меристемах побега и корня» рассмотрел особенности клеточной организации роста разных органов растения. В корнях по сравнению с надземными органами растения резко сокращена длительность периода роста клеток. У большинства растений клетки в меристеме корня после отделения от инициальных клеток делятся всего несколько раз и выходят из зоны меристемы через несколько суток. Длительность роста кле-

ток растяжением в изученных корнях существенно меньше суток. Однако относительная скорость роста даже меристематических клеток корней существенно выше, чем скорость роста растягивающихся клеток листьев или междоузлий. В докладе были рассмотрены функциональные причины разной организации роста клеток в разных органах растений и намечены задачи дальнейших исследований в этой области.

Н. С. Воронин (Калужский государственный педагогический институт) в докладе «О связях проводящих тканей между материнскими и дочерними корнями» показал, что существуют различия в стелярной организации диархных корней семенных и папоротниковидных растений. Если у семенных диархная пластинка дочернего корня располагается по длинной оси органа, то у папоротников и хвощей она занимает положение, поперечное по отношению к материнской стеле. Предполагается, что система ветвления у папоротников является наиболее архаичной, однако нельзя сказать с уверенностью, что она была исходной для семенных растений; вполне возможна независимая линия эволюции системы ветвления папоротников. Автор изложил результаты исследования корней плаунов Р. А. Ворониной, которая показала изменение их стелярной организации в связи с выполняемой функцией. Необходимо планомерное исследование разных порядков ветвления корней для выявления закономерностей преобразования их стелярной организации. Возможно, положение дочерней ксилемы при ветвлении корней семенных растений связано с вторичным ростом.

В докладе **А. Е. Васильева** (БИН) «Структурные изменения при старении» показано, что в ходе осеннего пожелтения листьев трех видов рода *Populus* содержимое клеток различных тканей (эпидермы, хлоренхимы, флоэмы, колленхимы и др.) претерпевает сходные регрессивные преобразования и в конце старения (в желтых листьях) оказывается одинаковым (за исключением замыкающих клеток устьиц, которые мало изменяются). Нарушение целостности немногих остающихся органелл, а также плазмалеммы и тонопласта не происходит. Сделан вывод, что при старении идет постепенная утрата клетками признаков специализации содержимого, что отличает клетки высших растений от клеток высших животных.

На заседании секции экологической анатомии в докладе **Г. М. Борисовской, М. П. Баранова и Б. Р. Васильева** (Ленинградский государственный университет им. А. А. Жданова, ЛГУ) «Некоторые принципы эколого-анатомических исследований» освещено значение эколого-анатомического подхода к изучению листа у растений, адаптивные изменения которого носят в первую очередь количественный характер, что обусловливает необходимость применения статистических методов. Растения различных географических зон различаются не одним, а совокупностью признаков, специфической для таксона. Внутренняя структура листа определяется первичными условиями происхождения вида. В ряде случаев ее адаптивное значение возможно оценить только при условии исследования процесса формирования органа.

В докладе **Б. Т. Матиенко** (Отдел генетики растений АН СССР, Кишинев) «Возможные пути преобразований в анатомической организации при окультуривании растений» отмечено, что большинство структурно-функциональных изменений у культурных растений является не новообразованием, а, как правило, проявлением амплификации, выраженной в виде «грандизации», т. е. увеличении размеров органов, тканей, клеток и даже органелл в результате искусственного отбора.

При этом грандизация органов идет за счет нарастания их паренхиматизации, сопровождаемого полиплоидизацией и сопряженного с вторичным синтезом и отложением в запас питательных веществ, которые в основном представлены ди- и мономерами, в то время как у дикорастущих это в основном полимеры.

Е. А. Мирославов (БИН) в докладе «Электронная микроскопия в эколого-анатомических исследованиях» дал сравнительную характеристику субмикроскопического строения клеток хлоренхимы листа ряда растений, произрастающих на Крайнем Севере и в зоне умеренного климата. Показано, что как у близкородственных видов, так и у особей одного и того же вида, произрастающих в разных широтах, в ультраструктуре клеток мезофилла наблюдаются существенные различия. Они, в частности, обнаруживаются в строении тилакоидной системы пластид, численности популяций митохондрий, степени развития эндоплазматического ретикулума и аппарата Гольджи, вакуолизации клеток. Обсуждалось приспособительное значение выявленных признаков.

На заседании секции онтогенеза заслушаны 4 доклада. **М. М. Лодкина** (БИН) в докладе «Органообразовательная деятельность флоральных меристем» охарактеризовала основные изменения в деятельности апикальной меристемы побега, после того как произойдет индукция цветения. Переход во флоральное состояние включает перестройку генетической регуляции,

приводящую к образованию зачатков органов соцветия и цветка вместо зачатков листьев и вегетативных побегов. На ряде примеров были показаны перераспределение и расширение зон меристематической активности в апикальной меристеме, изменение темпов образования новых ее очагов и соответственно ускоренное появление многочисленных новых зачатков органов. Рассмотрены также характерные для флоральной меристемы разного типа локальные «предварительные» разрастания, на которых затем образуются зачатки органов; интеркалярные разрастания, разнообразные по интенсивности и по «точкам их приложения» (в основании органа, под одним или несколькими органами, общее чашеобразное или локальное разрастание цветоложа и т. д.). Разнообразие формы ростовых процессов ответственно за богатство формообразовательных возможностей флоральных меристем. Эта специфика роста еще недостаточно оценивается, однако ее понимание позволяет избежать ошибочных истолкований многих сложных структур — «ветвистой» тычинки, «ветвистой» плаценты, тычиночной колонки, циатия и многих других.

В. П. Скупченко (Институт биологии Коми филиала АН СССР, Сыктывкар) сделал доклад «Органообразовательная активность меристематической верхушки побега ели», в котором продемонстрировал результаты свето- и электронно-микроскопических исследований апексов различных типов побегов ели сибирской и Шренка. У обоих видов наблюдается определенная периодичность в изменении структуры клеток в зоне периферической меристемы на всем ее протяжении — от основания до терминальной части апекса. Периферическая зона апекса представляет собой совокупность групп клеток инициалей фитомеров, развитие которых происходит из апикальных инициалей и центральных материнских клеток постепенно по мере удаления от вершины апекса.

В докладе **Р. П. Барыкиной** (МГУ) и **М. А. Гуленковой** (Московский государственный педагогический институт им. В. И. Ленина) «Некоторые аспекты онтогенетической анатомии» рассматриваются закономерности возрастных и модификационных морфофизиологических изменений, которые претерпевают одноименные органы высших растений в онтогенезе. При гетеробластном типе развития нередко наблюдаются хорошо выраженные существенные изменения анатомии вегетативных органов: преобразуются стела стебля и корня, структура узла и черешка, строение пластинки и главной жилки. При гомобластном типе эти изменения, как правило, носят количественный характер и происходят постепенно, при этом они специфичны для вида и отражают особенности его онтогенеза. Изменения в структуре последовательно образующихся органов нередко происходят сопряженно. Что касается узкоспециализированных органов, то, как правило, их структура достаточно устойчива к варьирующим условиям среды и сохраняется на протяжении всего жизненного цикла растения. Рекомендуется при выявлении родственных связей между отдельными видами и построении морфогенетических рядов учитывать характер онтогенетических преобразований основных признаков этих видов.

Е. А. Кондратьева-Мельвиль (ЛГУ) показала на примере 20 видов корреляции развития побега и корня в ходе онтогенеза. При этом возрастные изменения тканей корня и побега очень сходны, хотя в корнях у ряда видов они наступают раньше и сильнее выражены. Усиление образования придаточных корней разной морфофункциональной специализации при ослаблении роста главного корня и усилении процессов разрушения тканей свидетельствует о разносторонней внутренней связи между развивающимися корнем и стеблем. Образующиеся при этом очаги меристем в теле растения оказывают омолаживающее действие на организм — развитие придаточных корней способствует поддержанию определенной нормы соотношения подземных и надземных его частей.

На заседании секции по общим проблемам и методам анатомии и подготовке кадров заслушаны 5 докладов. Доклад «О преподавании анатомии растений в вузах и подготовка кадров высокой квалификации» был подготовлен **А. А. Яценко-Хмелевским** совместно с **Г. М. Борисовской.** Авторы пришли к выводу, что в настоящее время подготовка кадров анатомов находится в неблагополучном состоянии. В частности, это объясняется тем, что анатомия растений не является самостоятельным курсом, а включается в общий курс морфологии и читается не анатомами, а в лучшем случае морфологами, а чаще — ботаниками других специальностей — геоботаниками, физиологами и пр., результатом чего является слабая подготовка студентов и аспирантов. Постепенно анатомия растений как раздел структурной ботаники в программах вузов утрачивается. Лишь в нескольких университетах, например ЛГУ, МГУ, Дальневосточном и Чечено-Ингушском, где есть группы анатомов, курс анатомии растений преподается на должном уровне. Важно не только знакомить студентов с работами по электронной просвечивающей микроскопии, которая имеет дело с клеткой и не дает возможности наблюдать топографию ткани в целом, но в следующей последовательности

проводить преподавание структурной ботаники: сначала морфология, затем анатомия как гистология (учение о тканях растений) и, наконец, цитология (учение о клетке). Авторы доклада предлагают увеличить число часов на преподавание анатомии растений, организовать издание современного учебника, а также усилить подготовку кадров анатомов через аспирантуру. Они приветствовали первый шаг, предпринятый организаторами совещания в направлении объединения интересов анатомов страны и координации проводимых исследований.

Основные положения доклада А. А. Яценко-Хмелевского вызвали живую дискуссию по вопросу о содержании и задачах современной анатомии растений. Многие выступающие были сторонниками синтеза классической анатомии с новыми направлениями в области цитологии, в частности ультрамикроскопических исследований клетки как неотъемлемой части современной науки о структуре и функции тканей растений.

Б. Р. Васильев (ЛГУ) в докладе «Системный подход в анатомических исследованиях» показал, что строение листа отражает одновременно ряд разномасштабных, не одинаковых по темпам и относительно независимых по направленности процессов и явлений: общие закономерности морфогенеза и специфику онтогенеза растения, обусловленную историей вида, его систематическим и филогенетическим положением, экологическими условиями. Эволюционные преобразования структуры листа основаны на изменении систем корреляций его признаков. Каждое семейство характеризуется своей специфической совокупностью признаков, их пластичностью и корреляциями, направлением эволюции и критериями продвинутости видов.

В докладе **Н. А. Анели** (Институт фармакохимии им. И. Г. Кутателадзе АН ГССР, Тбилиси) «Закономерности структуры проводящей системы листа» было показано диагностическое значение структуры проводящих пучков листовой пластинки и черешка. На основании математической обработки полученных данных установлены 8 типов текстуры проводящей системы мезопециолей. Для каждого семейства покрытосеменных растений разработаны анатомические критерии характеристики сосудистых систем черешка. Анализ жилкования листьев позволил выделить 2 основных типа микронервации — сквозную и кольцевую.

В докладе **А. П. Меликяна** (МГУ) «Принципы и методы изучения анатомии семян» было показано, что структура семенной кожуры зрелого семени и закономерности ее формирования в онтогенезе имеют существенное значение для систематики и филогении покрытосеменных растений. Исследование семенной кожуры в онтогенезе позволило автору выявить в ней динамику накопления питательных веществ, гидрофильного содержимого, активаторов и ингибиторов, ответственных за прорастание зародыша. Предлагаются критерии (кодекс признаков) примитивности и специализации в строении семенной кожуры.

Е. А. Гольтраф (Всесоюзный научно-исследовательский институт судебной экспертизы, Москва) ознакомила участников конференции с основными методами и принципами микроскопической диагностики частиц растительного происхождения в судебной медицине. Эта область исследований является важнейшей в прикладной анатомии растений и заслуживает дальнейшего развития.

В перерывах между пленарными докладами в первые два дня заседаний совещания состоялись многочисленные стендовые доклады, которые вызвали живой интерес у участников совещания. Больше всего (37) таких докладов было в секции сравнительной и эволюционной анатомии. Из них 22 были посвящены строению листа, 11 — плодов и семян, 4 доклада были на темы палинологии. Большое число докладов (18) касалось проблем экологической анатомии, в первую очередь изменении анатомической структуры различных органов растений под влиянием меняющихся условий окружающей среды, в том числе промышленного загрязнения. В серии докладов отражены вопросы функциональной анатомии. Стендовые доклады широко иллюстрировались микрофотографиями, выполненными с электронным сканирующим и трансмиссионным микроскопами.

На заключительном пленарном заседании совещания была принята резолюция, в которой подчеркивается необходимость развивать следующие основные направления в области анатомии растений.

С р а в н и т е л ь н а я и э в о л ю ц и о н н а я а н а т о м и я. Отмечая как положительный факт усиление работ в области сравнительной анатомии, в частности сравнительной анатомии семян, конференция констатирует существенный пробел в области эволюционной анатомии и считает целесообразным усилить внимание специалистов к использованию анатомического метода в изучении эволюции таксонов высокого ранга, шире привлекая данные палеоботаники, развернуть исследования по развитию стелярной теории.

Функциональная анатомия. Конференция рекомендует в дальнейшем углубленно изучать ткани с применением современных методов — электронной микроскопии, гистохимии, радиоавтографии, морфометрии и математического анализа количественных данных; в целях повышения эффективности структурно-функционального изучения растительных тканей, а также при разработке общебиологических проблем проводить комплексные исследования с участием представителей смежных дисциплин — цитологии, физиологии, биохимии растений, фитопатологии, генетики и др.; считать целесообразным дальнейшее расширение объектов исследования, включая представителей голосеменных и несеменных растений.

Экологическая анатомия. Конференция считает актуальными исследования, с максимальной полнотой охватывающие растения отдельных природных зон, выявляющие адаптацию к ведущим факторам среды; сравнительно-экологические исследования близких таксонов, позволяющие выявить направления адаптивной эволюции в пределах рода, семейства и т. д.; работы по экспериментальной экологии растений, комплексные анатомо-физиологические исследования, сочетание в экологических исследованиях данных световой и электронной микроскопии, выявляющие специфику приспособительных реакций на разных структурных уровнях и расширяющие представления об адаптации растения в целом.

Онтогенетическое направление. Конференция рекомендует расширение исследований апикальных меристем (побега и корня) и деятельности камбия, что наряду с их теоретическим значением весьма плодотворно для ряда практических целей. Констатируя наметившееся отставание этого направления, рекомендовать расширить анатомические исследования цветка в развитии; исследование анатомии корней в корневых системах высших нецветковых растений, что имеет большое теоретическое значение. Одобрить и стимулировать онтогенетические анатомические исследования (монографического характера) полезных растений.

Отмечая неблагополучное состояние преподавания анатомии растений в вузах, а также недостаточную работу по подготовке кадров высокой квалификации, конференция считает необходимым просить Министерство высшего и среднего специального образования СССР организовать совместное совещание представителей вузов и ведущих специалистов-ботаников академических институтов для обсуждения методики преподавания и содержания курсов анатомии растений в вузах.

Участники конференции высказали единодушное мнение о необходимости регулярной организации Всесоюзных конференций по анатомии растений через каждые 3—5 лет и целесообразности созыва рабочих и методических совещаний для обсуждения состояния дел по отдельным проблемам.

В соответствии с решением научного совета по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» провести в 1985 г. в г. Ташкенте Всесоюзное совещание по экологической анатомии растений.

Е. Н. Немирович-Данченко, Н. С. Снигиревская.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 6 XII 1984.

УДК 002.704.31 (063) : 502.753 Бот. журн., т. 70, №

О СЕССИИ НАУЧНОГО СОВЕТА АН СССР ПО ПРОБЛЕМЕ «БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ РАЦИОНАЛЬНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ, ПРЕОБРАЗОВАНИЯ И ОХРАНЫ РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА»

(Ашхабад, 24—27 IV 1984)

K. M. MURADOV, E. A. TROITSKAYA, G. V. SUKHOVA. ON THE SESSION OF THE SCIENTIFIC COUNCIL OF THE USSR ACADEMY OF SCIENCES ON THE PROBLEM «BIOLOGICAL BASES FOR RATIONAL USE, TRANSFORMATION AND PROTECTION OF THE PLANT WORLD» (ASHKHABAD, 24—27 IV 1984)

24—27 IV 1984 в Ашхабаде проходила очередная сессия Научного совета АН СССР по проблеме. Организаторы сессии — Научный совет АН СССР и его Туркменское отделение, Институт ботаники, Институт пустынь и Ботанический сад АН ТССР. В работе сессии

участвовали ботаники из 14 союзных распублик (более 200 человек). В соответствии с программой сессии состоялись 3 пленарных и 8 секционных заседаний и 3 рабочих совещания. Сессия была посвящена подведению итогов работы советских ботаников за 1983 г., рассмотрению перспектив развития ботаники в стране. Большое внимание на сессии было уделено обсуждению и оценке деятельности ботанических учреждений Туркмении.

Пленарные заседания проходили в конференц-зале Президиума АН ТССР. Открыл сессию председатель Научного совета АН СССР академик **А. Л. Тахтаджян.** С приветствием к собравшимся обратился президент Академии наук Туркменской ССР член-корреспондент АН СССР **А. Г. Бабаев.**

С отчетным докладом о работе Научного совета АН СССР в 1983 г. выступил заместитель председателя Совета **Р. В. Камелин** (Ленинград). Он отметил важную особенность 1983 г. — корректировку планов научно-исследовательских работ в соответствии с решениями июньского (1983 г.) Пленума ЦК КПСС, существенное увеличение объема исследований, направленных на выполнение Продовольственной программы СССР, на практическую реализацию результатов научных исследований. В докладе были освещены наиболее крупные достижении по основным направлениям проблемы: альгологии, микологии, лихенологии, бриологии, географии и систематике сосудистых растений, структурной ботанике, геоботанике, экологической физиологии, охране растительного мира. Полный отчет о результатах научно-исследовательских работ по проблеме 1983 г. опубликован.

В разделе доклада о перспективах развития ботаники Камелин остановился на вопросах планирования ботанических работ на 1986—1990 гг. При формировании пятилетнего плана рост прикладных исследований следует обеспечить теоретической базой, для чего предусмотреть опережающий рост фундаментальных работ.

Важной областью деятельности Научного совета являются долгосрочное планирование крупных ботанических изданий и контроль за качеством печатной продукции. Камелин предложил восстановить практику составления перспективного плана изданий по проблеме на пятилетие и рецензирование секциями Совета крупных изданий.

Обсуждая доклад Камелина, участники сессии одобрили результаты научно-исследовательских работ по проблеме и научно-организационную деятельность Научного совета и его отделений в 1983 г. Совет рекомендовал ботаническим учреждениям при формировании сводного пятилетнего плана научно-исследовательских работ на 1986—1990 гг. обеспечить оптимальное соотношение фундаментальных и прикладных исследований. Совет поручил Комиссии по вузовской ботанике в 1984 г. обобщить и обсудить предложения ботаников страны по перестройке преподавания ботаники в средней школе и по улучшению подготовки преподавателей в вузах страны.

Председатель Туркменского отделения Совета, директор Института ботаники АН ТССР **К. М. Мурадов** выступил с отчетным докладом о деятельности ботанических учреждений Туркмении в 1981—1983 гг. и об участии ботаников республики в реализации Продовольственной программы СССР. С докладом «Пути сохранения генофонда местной флоры» выступил директор Центрального ботанического сада АН ТССР **Б. Б. Кербабаев.** На пленарном заседании также были заслушаны и обсуждены доклады **Н. Т. Нечаевой** «Реконструкция растительного покрова пустынь», **Ш. И. Когана** и **Е. Н. Кошкеловой** «Основные направления и перспективы изучения низших растений в Туркменистане».

Научный совет одобрил сложившиеся направления исследований в ботанических учреждениях Туркменской ССР, итоги работ за период 1981—1983 гг., отметив значительные успехи ботаников Туркмении в выполнении задач Продовольственной программы, в разработке фундаментальных и прикладных проблем реконструкции растительного мира аридных территорий и в сохранении генофонда местной флоры. Научный совет постановил просить Президиум Академии наук ТССР обеспечить современным оборудованием (трасмиссионными и сканирующими электронными микроскопами) лаборатории, развивающие в Туркмении работы по анатомии, цитоэмбриологии и цитоэкологии растений, по альгологии, микологии и фитохимии. В целях дальнейшего расширения важных направлений ботанических исследований Совет рекомендовал выделить из Института ботаники АН ТССР в качестве самостоятельного научного подразделения отдел экспериментальной биологии хлопчатника, из лаборатории цитологии Института ботаники — лабораторию эмбриологии и анатомии растений.

На заседаниях секции низших растений широко обсуждалась роль изучения этих растений в реализации задач Продовольственной программы. На заседании подсекции альгологии и лихенологии заслушаны доклады **Ю. Е. Петрова** (Ленинград) «Морские водоросли как источник пищевых продуктов и кормов», **А. А. Музафарова** (Ташкент) «Массовое культиви-

рование зеленых и синезеленых водорослей в производственных условиях с использованием их в народном хозяйстве», доклады **Ш. И. Когана, Ю. Е. Любезнова, М. Е. Кравченко, А. П. Гаиповой** (Ашхабад) об исследованиях альгофлоры водоемов Туркмении. Участники сессии одобрили развивающиеся в прикладной альгологии направления — массовое культивирование, промышленное и сельскохозяйственное использование микроводорослей и морских макрофитов, считая, что достижения альгологов в этих направлениях вносят существенный вклад в решение Продовольственной программы.

Поддержано основное направление альгологических исследований Института ботаники АН ТССР — изучение водорослей и их ценозов в связи с антропогенным загрязнением — как имеющее важное значение при прогнозировании качества воды, прежде всего в водоемах системы переброски стока сибирских рек. Институтом ботаники Среднеазиатских республик рекомендовано усилить флористико-систематические исследования в области альгологии, которые будут служить научной базой для решения важных народнохозяйственных задач, связанных в первую очередь с проблемой чистой воды.

При обсуждении результатов исследований лихенофлоры Туркмении (доклад **З. Д. Джураевой**, Ашхабад) отмечена слабая изученность горных массивов (Кугитангтау, западный и восточный Копетдаг, Кюрендаг) и рекомендовано расширить изучение лишайников флоры в этих районах.

На заседании подсекции микологии обсуждались вопросы загрязнения пищевых продуктов и меры их предохранения от биологической порчи (доклад **Л. Л. Осипян**, Ереван), особенности видообразования у дереворазрушающих макромицетов (**Э. Х. Пармасто**, Тарту), состояние и перспективы микологических исследований в Туркмении (доклады **Е. Н. Кошкеловой, И. П. Фролова, Х. Н. Оразова**, Ашхабад; **А. Курбансахатова** и **О. Насырова**, Чарджоу). Ботаническим учреждениям Туркменской ССР рекомендовано развернуть исследования по таким экологическим группам грибов, как водные, энтомофильные, вызывающие порчу продуктов питания и биоповреждения материалов, расширить работы по генетике, цитологии, физиологии и биохимии грибов. Указано на необходимость улучшить преподавание курса низших растений на биологическом факультете Туркменского государственного университета и усилить подготовку специалистов-микологов в Туркменском сельскохозяйственном институте.

На заседании секции систематики и географии сосудистых растений подробно рассмотрено современное состояние флористических исследований в Туркмении. Одобрена работа по изданию «Определителя растений Туркмении» и «Флоры Каракумов», рекомендовано включить эти работы в план научно-исследовательских работ на новую пятилетку.

В области структурной ботаники одобрены направления работ Института ботаники АН ТССР по изучению эмбриологических процессов и по сравнительной анатомии, отмечен высокий уровень актуальных цитоэкологических работ, направленных на выяснение путей адаптации представителей флоры Туркменистана к условиям аридной зоны.

На заседании секции ботанического ресурсоведения заслушаны доклады ашхабадских ресурсоведов: **К. М. Мурадова, Б. Б. Кербабаева, М. О. Каррыева, И. Т. Николаева, Л. А. Варганова, А. С. Мищенко, А. И. Гладышева, М. А. Иванцова, В. Н. Казанцева.** При обсуждении докладов участники заседания высоко оценили работы, проведенные в Туркмении, по изучению дикорастущих сырьевых растений и по интродукции тропических кормовых растений, рекомендовали Институту ботаники АН ТССР усилить и углубить научные исследования таких ценных сырьевых растений, как солодка, полынь, мыльный корень и др., с целью внедрения результатов научных разработок в практику народного хозяйства. Центральному ботаническому саду АН ТССР рекомендовано усилить работы по интродукции ценных лекарственных растений. Научный совет счел необходимым просить Министерство здравоохранения ТССР организовать специализированный совхоз по возделыванию лекарственных растений (кассии узколистной, ромашки аптечной, зверобоя продырявленного и др.), а также создать на базе Туркменского медицинского института лабораторию экспериментальной фармакологии для более глубокого исследования и испытания новых лекарственных форм и препаратов растительного происхождения. Ресурсоведы высказались за более тесные контакты в работе. С этой целью они предложили регулярно проводить региональные совещения, совместно опубликовать сводную работу по результатам исследований полезных растений Средней Азии.

Геоботаники на своем заседании всесторонне обсудили доклад **В. И. Василевича** (Ленинград) «Актуальные задачи фитоценологии» и доклады туркменских ботаников, осветивших состояние и перспективы геоботанических исследований в республике. Ботаническим учреждениям страны рекомендовано включить в планы на 1986—1990 гг. темы, связанные с рабо-

той по созданию многотомной сводки «Растительность СССР», а также шире использовать аэрокосмические методы при работах по составлению геоботанических карт, усилить подготовку кадров для таких исследований через аспирантуру.

Заседание секции охраны растительного мира было посвящено вопросам охраны растительности пустынных территорий. С докладами на эту тему выступили **Н. Т. Нечаева**, **Э. М. Сейфулин** (Ашхабад), **И. Г. Левичев** (Ташкент), **Л. Я. Курочкина** (Алма-Ата), **С. Ю. Юнусов** (Душанбе). Докладчики показали, что в республиках Средней Азии и в Казахстане ведется большая работа по охране растительного мира: подготовлены и опубликованы «Красные книги», изучается состояние растительного покрова при различных режимах использования, составляются карты опустынивания и многолетнего мониторинга на стационарах. Рекомендовано продолжить выявление фитоценозов, нуждающихся в охране, в республиках Средней Азии и в Казахстане и шире практиковать разведение в ботанических садах редких видов растений в целях их сохранности. Многие выступления на заседании секции охраны растительного мира и на пленарных заседаниях были посвящены вопросам воспитания у подрастающего поколения бережного отношения к живой природе. Единодушным явилось мнение считать важнейшей задачей ботаников разработку программ и учебных пособий по всеобщему экологическому образованию детей, начиная с дошкольного возраста.

В рамках сессии Совета состоялись три рабочих совещания: по «Карте растительности Туркменской ССР», по «Карте растительности Казахской ССР и Средней Азии» и совещание участников по подготовке монографии «Экосистемы высокогорий СССР».

На картографических совещаниях заслушано 15 докладов редакторов и авторов карт по принципам составления легенд и карт равнинных и горных районов. Обсуждение проходило при очень высокой активности участников совещания, особенно при рассмотрении сложных дискуссионных вопросов — трактовки отдельных типов растительности, индикаторной роли растительности и значения отдельных факторов среды при ее дифференциации. Совещание одобрило работу по созданию региональных легенд карт, являющихся основой для составления общей легенды к карте Турана и гор Средней Азии, и работу по унификации картируемых территориальных единиц. Совещание рекомендовало включить в новый пятилетний план институтов-исполнителей работу по созданию двухтомной монографии «Закономерности растительного покрова пустынь и гор Казахстана и Средней Азии», которая явится и пояснительным текстом к «Карте растительности Казахской ССР и Средней Азии» (М. 1 : 2 500 000).

На рабочем совещании по созданию монографии «Экосистемы высокогорий СССР» редакторы-организаторы доложили о подготовке к изданию разделов монографии: Карпаты (К. А. Малиновский), Крым (В. Н. Голубев), Центральный Кавказ (Г. Ш. Нахуцришвили), Восточный Кавказ (В. Д. Гаджиев), Арагац (А. Барсегян), Памир (Г. А. Базова), Тянь-Шань (А. С. Цеканов), Урал (П. Л. Горчаковский), Гиссар (Н. Г. Калеткина). Выявленная степень подготовленности разделов позволила принять решение о завершении рукописи монографии к концу 1984 г.

К. М. Мурадов, Е. А. Троицкая, Г. В. Сухова.

Институт ботаники АН ТССР,
Ашхабад,
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 15 X 1984.

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

ИНФОРМАЦИЯ О VIII ДЕЛЕГАТСКОМ СЪЕЗДЕ ВБО

INFORMATION ON THE VIII DELEGATE CONGRESS OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY

VIII Делегатский съезд Всесоюзного ботанического общества состоится в г. Алма-Ата в сентябре 1988 г.

В работе съезда примут участие 1) избранные в республиканских ботанических обществах и союзных отделениях делегаты (1 делегат от 20 действительных членов ВБО); 2) члены Совета ВБО и председатели секций и комиссий центральной организации; 3) представители от членов-коллективов.

На съезде будут работать следующие секции

1. Высшие растения (кураторы Р. В. Камелин, В. Н. Гладкова, П. М. Мирзакулов, Л. В. Бардунов).

   Симпозиумы: Систематика и эволюция сосудистых растений; Флористика и ботаническая география, Ископаемые растения и флоры; Актуальные проблемы бриологии.

2. Низшие растения (кураторы И. В. Макарова, К. Л. Виноградова, М. Т. Таибаев, М. В. Горленко, М. А. Бондарцева, Н. С. Голубкова).

   Симпозиумы: Систематика и сравнительная флористика водорослей; Теоретические и прикладные аспекты экологии водорослей; Современные проблемы эволюции и систематики грибов и лишайников; Эколого-флористические аспекты изучения грибов и лишайников.

3. Геоботаника (кураторы В. С. Ипатов, Л. Я. Курочкина).

   Симпозиум: Структура и динамика растительного покрова.

4. Растительные ресурсы (кураторы П. Д. Соколов, М. К. Кукенов, Т. Б. Фурса).

   Симпозиумы: Дикорастущие пищевые растения; Обогащение генофонда культурных растений новыми формами.

5. Морфологии и анатомии (кураторы М. Ф. Данилова, А. Е. Васильев).

   Симпозиумы: Актуальные проблемы функциональной анатомии растений, Структура растений в развитии; Структура растений и систематика.

6. Охрана растительного мира (кураторы М. С. Боч, В. Н. Тихомиров, М. С. Байтенов).

   Симпозиум: Антропогенные изменения флоры и растительности и методы оценки их значимости.

7. Экологическая физиология (кураторы О. А. Семихатова, С. Г. Нестерова, Ф. А. Полимбетова).

   Симпозиумы: Фотосинтетический аппарат в разных условиях обитания; Биологические основы устойчивости и продуктивности культурных растений.

8. Интродукция растений (кураторы Н. Е. Булыгин, М. А. Проскуряков).

   Симпозиум: Теоретические основы, методы и опыт внедрения интродуцентов в практику народного хозяйства.

Президиум ВБО планирует издать тезисы докладов. Руководящий состав отделений ВБО должен отобрать тезисы, представляющие наибольший научный интерес по тематике симпозиумов. Тезисы должны быть объемом до 1 стр. машинописи через два интервала. Обязателен акт экспертизы. Срок представления — 15 V 1986. Тезисы направлять по адресу: 197022 Ленинград, ул. проф. Попова, 2, ВБО.

Оргкомитет оставляет за собой право отбора и редактирования тезисов для их публикации в сборнике. Публикация тезисов не означает участия их авторов в работе съезда. Тезисы, присланные с опозданием и отклоненные, возвращаться авторам не будут.

Право печатать тезисы остается только за членами ВБО.

Оргкомитет

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ «БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА

«Ботанический журнал» является печатным органом Всесоюзного ботанического общества и ставит своей основной задачей освещение важнейших теоретических и методологических направлений развития современной ботаники.

Журнал включает следующие разделы: Обзорные статьи, Оригинальные статьи, Сообщения, Новые таксоны, Флористические находки, Охрана растительного мира, Методика ботанических исследований, Числа хромосом, Юбилеи и даты, Потери науки, Критика и библиография, Хроника, Информации о деятельности ВБО, Письма в редакцию.

В «Ботаническом журнале» печатаются, как правило, статьи членов Всесоюзного ботанического общества. К статье должно быть приложено заявление, в котором необходимо указать адрес, фамилию, имя и отчество автора, его специальность, ученую степень и звание, членство в ВБО.

Редакция «Ботанического журнала» просит авторов при направлении статей в печать руководствоваться изложенными ниже правилами.

1. К печати принимаются только статьи, содержащие не опубликованные ранее новые фактические данные и теоретические выводы.

2. Статьи, являющиеся результатом исследований, проведенных в научно-исследовательских учреждениях или производственных организациях, должны иметь соответствующее направление. Статьи аспирантов и стажеров должны иметь рекомендации их руководителей.

В конце статьи должно быть указано полное название учреждения, в котором выполнена работа.

3. Статьи должны быть технически вполне подготовлены к печати и литературно обработаны, не должны превышать для обзорных статей — 25 машинописных страниц, напечатанных через два интервала; для оригинальных статей — 20, для сообщений — 15, в разделе «Критика и библиография» — не более 5—6 с. В этом объем входят литература и рисунки (текстовые и вклейки; число последних — не больше двух). Объем рисунков не должен превышать 1j4 объема статьи.

4. В редакцию должны быть представлены два экземпляра рукописи, подписанные автором (первый и второй машинописные экземпляры).

5. Статьи экспериментального характера, как правило, должны иметь разделы: Введение (без заголовка), Материал и методика, Результаты и их обсуждение, Выводы.

6. В статье ничего не следует подбивать на машинке черточками или точками; выделения курсива, разрядки и т. п. делаются от руки в карандаше, римские цифры I, II, III и др. подчеркивать сверху и снизу для отличия от арабской «1» и букв «П» и «Ш», обозначения сносок делать цифрами (не звездочками) и ставить их после знаков препинания (принята сквозная нумерация сносок в тексте статьи); в десятичных дробях ставить точки после целых чисел, точку же как знак умножения ставить на среднюю линию; если же цифры даются столбцами, то при повторении их не ставить кавычек, а повторять цифры.

Необходимо в сомнительных случаях отмечать строчные буквы двумя черточками сверху, а прописные — двумя черточками снизу (например: $\underline{\underline{O}}$ — прописная буква, $\bar{\bar{o}}$ — строчная буква, 0 — нуль) и пояснять на полях все особые значки, а также буквы греческого и других алфавитов.

7. Латинские названия растений и фамилии авторов таксонов должны быть написаны на машинке. Авторы таксонов пишутся один раз при первом упоминании таксона в тексте статьи.

Латинские названия растений должны быть приведены по новейшим источникам (это не касается понимания границ таксонов).

8. В таксономических статьях при названии видов и их синонимов приводить только первоисточники и крайне необходимую для раскрытия темы статьи литературу.

9. Названия учреждений при первом упоминании их в тексте даются полностью и сразу же в скобках приводится общепринятое сокращение названия по первым буквам; при повторных упоминаниях дается сокращенное название учреждений. Пример: Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН), повторно: БИН, в лабораториях БИНа и т. п.

10. Фамилии иностранных авторов приводятся только в оригинальном написании.

Ссылки на литературу даются в такой форме: 1) в случае, когда фамилия автора дана в тексте: . . .указывал еще В. Л. Комаров (1909) и 2) в случае, когда фамилия автора не дана в тексте: . . .как прежде указывалось (Комаров, 1909) или в случае указания страниц (Комаров, 1909 : 8—11). Для иностранных работ: . . .указывал еще A. Engler (1909) или . . .как прежде указывалось (Engler 1909). Ссылки на работы располагаются в хронологическом порядке опубликования, например: Мельничук, Панферов, 1972; Медведева, Николаева, 1978; Стариков, Бублин, 1980). Перенумерование работ в списке литературы и ссылки на них в тексте условными номерами не допускаются.

Названия цитируемых работ в тексте или в подстрочных сносках, как правило, не приводятся. При точном цитировании литературных источников, даваемом в кавычках, указание цитируемых страниц обязательно.

11. Список литературы печатается на машинке на отдельном листе и дается под заголовком «Литература» и оформляется согласно ГОСТам 7.1—76, 7.12—77 и 7.5—78.

Литература в списке располагается так: 1) сначала приводятся работы отечественных авторов в алфавитном порядке в русском, украинском и других подобных написаниях (кириллицей), затем иностранных авторов в латинском алфавите. Работы отечественных авторов, опубликованные в иностранной печати, приводятся в списке иностранных работ, 2) инициалы автора или авторов ставятся после фамилий, 3) если приводятся несколько работ одного автора, опубликованных в одном и том же году, то в списке литературы и в текстовых ссылках на список рядом с годом надо ставить буквы в алфавитном порядке: (1960а, б) — для отечественных авторов и (1960a, b, c) — для иностранных авторов. При повторном упоминании

в тексте одного и того же автора инициалы опускаются (повторно инициалы приводятся только при фамилиях авторов — однофамильцев).

Для журнальных статей последовательно приводятся фамилии автора, инициалы, заглавие статьи, точка, тире, название журнала, год, номер тома и выпуска (арабскими цифрами), число страниц (от—до). Например: *Дорофеев П. И.* Плоды *Trapella* (*Trapellaceae*) из неогена СССР. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 7, с. 883—888.

Для книг приводятся фамилии и инициалы автора, полное название книги, место издания и издательство, число страниц (всего). Например: *Исаченко А. Г.* Оптимизация природной среды. М.: Мысль, 1980. 264 с.

Ссылки на «Труды», «Тезисы» и коллективные монографии даются так: *Пылаева И. Г.*, *Тяк Г. В.*, *Шутов В. В.* Некоторые особенности развития парциального куста черники и голубики. — В кн.: Дикорастущие ягодные растения СССР. Тез. докл. на Всес. совещ. «Изучение, заготовка и охрана лесных дикорастущих ягодников». Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1980, с. 139—141.

Диссертационные неопубликованные работы приводятся в списке следующим образом: *Сподобцева Н. И.* Сезонный ритм развития и динамика запаса надземной фитомассы основных кормовых растений на оленьих пастбищах лесотундры Таймыра: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Свердловск, 1983. 20 с.

12. Все текстовые таблицы должны иметь заголовки и, если их больше одной, порядковую нумерацию, которая ставится над заголовком таблицы. В соответствующих местах текста должны быть сделаны ссылки на каждую таблицу, причем слово «таблица» сокращается, например: табл. 2.

13. Формат всех иллюстраций должен быть таким, чтобы при их воспроизведении не требовалось уменьшения более чем в 3 раза. На оборотной стороне каждой иллюстрации должны быть указаны простым мягким карандашом (без продавливания): а) фамилия автора, б) название статьи, в) порядковый номер рисунка, г) верх и низ.

Фотоснимки (для тоновых клише) представляются в двух экземплярах, они должны быть отпечатаны на гладкой (не сатинированной) бумаге, с накатом.

Рисунки в тексте нумеруются арабскими цифрами в порядке первого упоминания их в тексте, после упоминания рисунка в тексте пишется сокращенно: рис. 1, рис. 2 (в круглых скобках или в общем контексте), на поле рукописи делается разметка расстановки рисунков (рис. 1, рис. 2 и т. д.); таблицы на вклейках нумеруются римскими цифрами.

Все условные обозначения, имеющиеся на рисунке, должны быть объяснены в подписи к рисунку или в тексте, рисунок должен быть по возможности разгружен от надписей. Выделение легенд ботанических и других карт, кривые графиков и т. п. нумеруются всегда справа или обозначаются буквами, и содержание этих обозначений раскрывается в подписи к рисунку или в тексте; в подписи к рисунку указывается, что дается на оси абсцисс и что на оси ординат.

Подписи к таблицам-вклейкам, рисункам и картам должны быть напечатаны на машинке на отдельном листе и помещены в конце статьи, вслед за списком литературы.

14. Статьи, публикуемые в разделе «Новые таксоны», должны иметь русские тексты описаний новых таксонов. Публикация материалов о новых таксонах (видов и внутривидовых таксонов) будет осуществляться только при присылке типа или изотипа этих таксонов.

15. Авторы оригинальных и обзорных статей должны представлять к печати резюме (на отдельном листе). Желательно название статьи, фамилии авторов и текст резюме сопровождать переводом на английский язык.

Все статьи должны иметь УДК аннотацию, которая помещается после заглавия статьи. Размер резюме и аннотации определяется объемом статьи, но он не должен превышать 15 строк на машинке.

16. Все статьи за исключением хроникальных и рецензий следует представлять с рефератами. В заголовке реферата должны быть указаны название статьи, инициалы и фамилия автора, название журнала, в котором публикуется данная статья. В конце реферата должно быть приведено число названий в библиографии и указано число рисунков. Размер реферата не должен превышать одной страницы машинописного текста. Реферат нужно представлять в двух экземплярах.

17. Редакция посылает автору одну корректуру, которая должна быть проверена, подписана к печати и срочно выслана обратно в редакцию. Изменения и дополнения в тексте корректуры против оригинала не допускаются, должны быть исправлены только ошибки и опечатки. Неполучение от автора корректуры или несвоевременное ее получение не приостанавливают печатания статьи.

18. Редакция посылает автору бесплатно 25 оттисков статьи.

19. Недоработанные статьи и статьи, написанные с несоблюдением «Правил», возвращаются автору.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

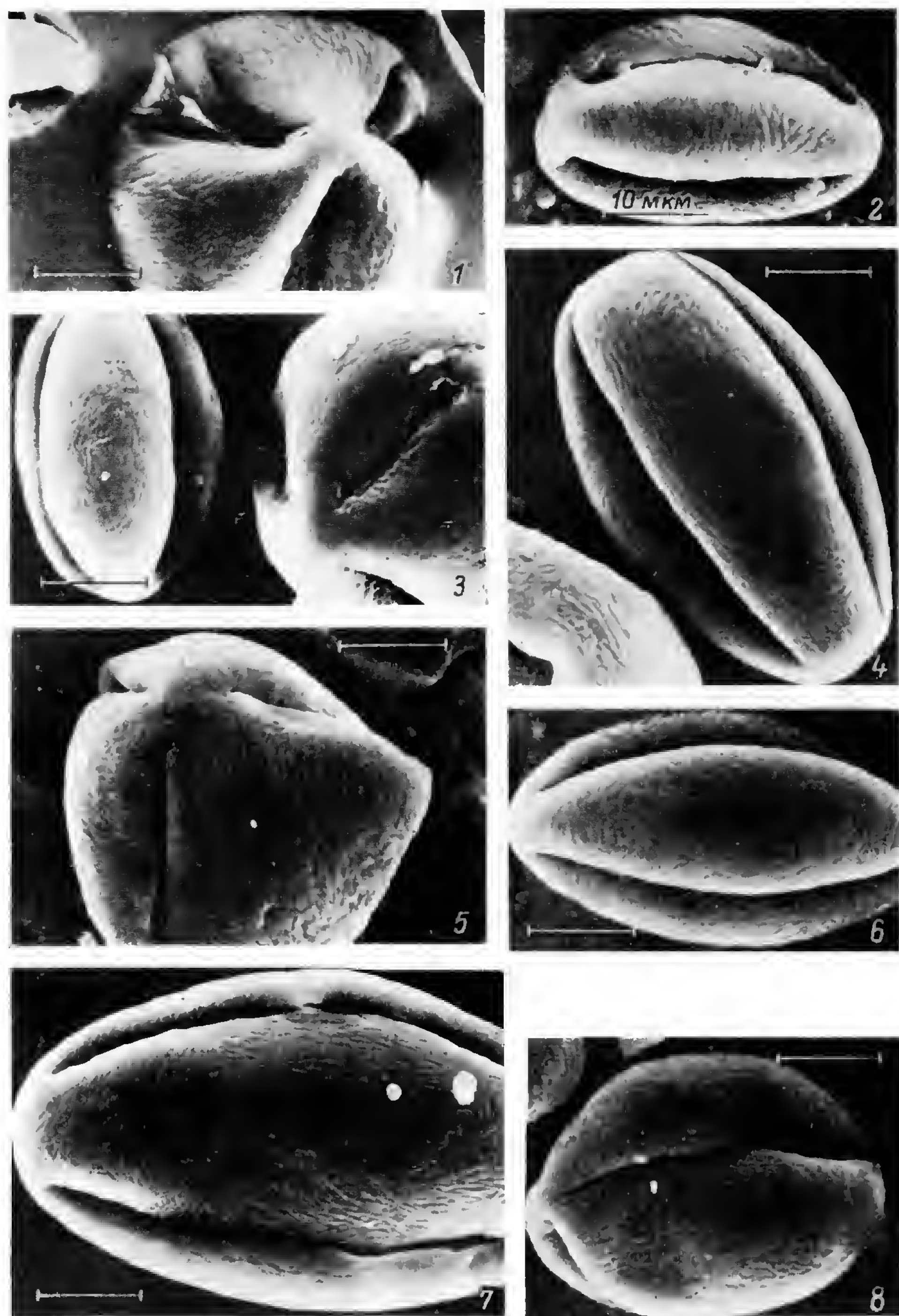


Таблица I. Пыльцевые зерна видов рода *Crataegus* с переплетенно-струйчатой скульптурой.

1, 2 — C. sanguinea; 3 — C. curvisepala; 4 — C. pseudohyrtostyla; 5, 6 — C. atrofusca; 7 — C. stevenii; 8 — C. sphaenophylla.

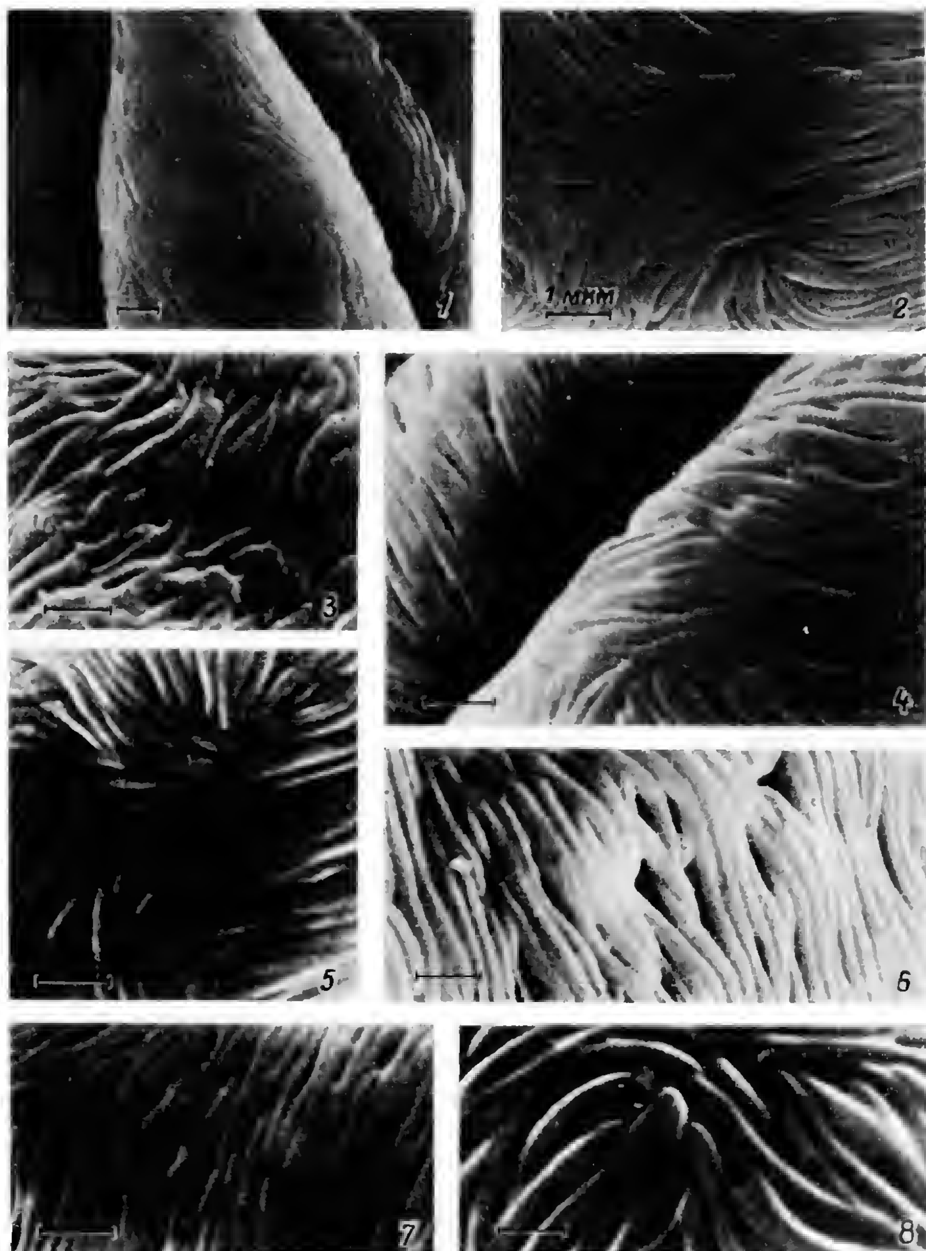


Таблица II. Фрагменты пыльцевых зерен видов рода *Crataegus* с переплетенно-струйчатой скульптурой.

1, 2 — C. pojarkoviae; 3 — C. pseudoheterophylla; 4 — C. atrofusca; 5 — C. azarella; 6 — C. praearmata; 7 — C. monogyna; 8 — C. stevenii.

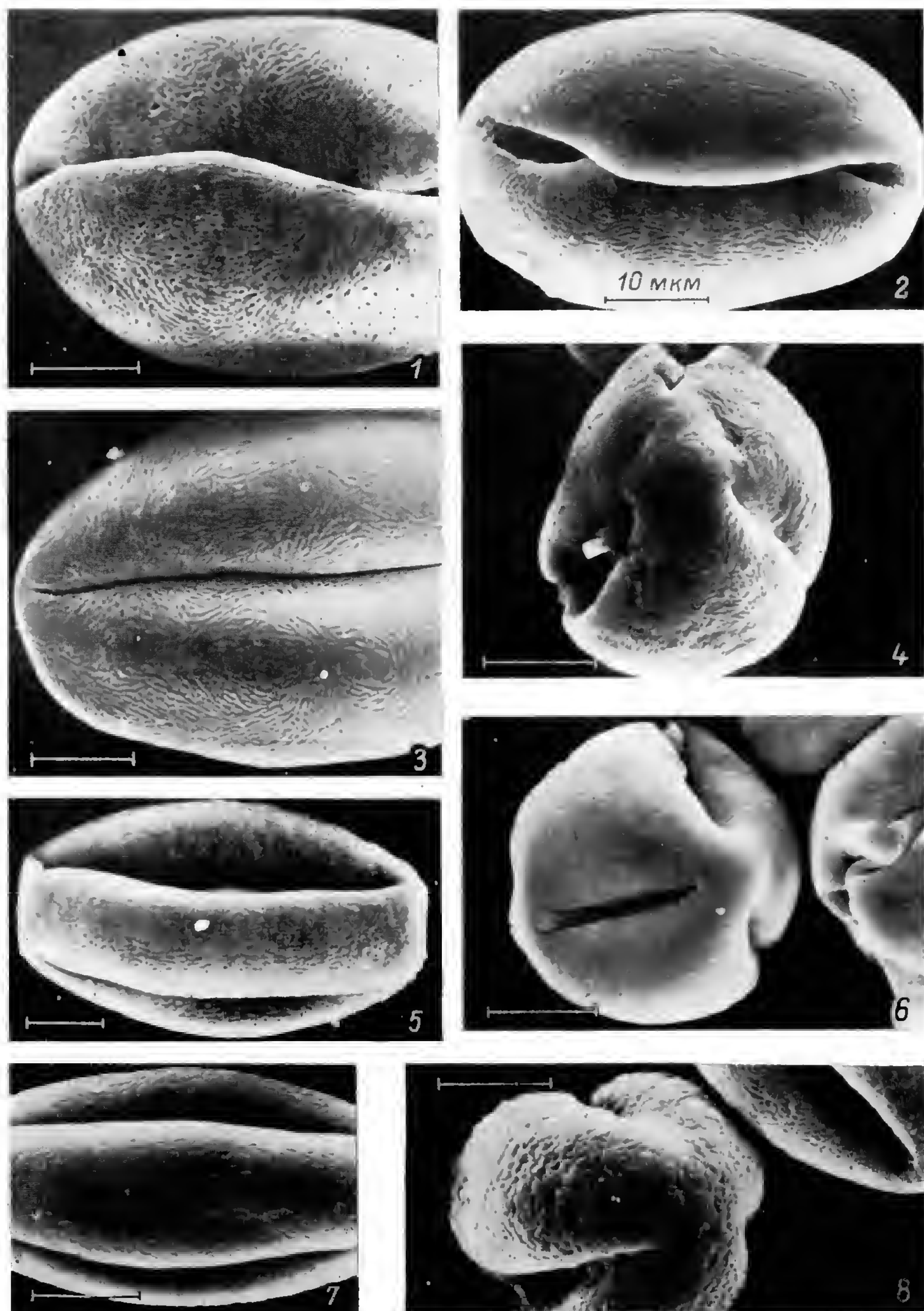


Таблица III. Пыльцевые зерна видов рода *Crataegus* с ячеисто-струйчатой скульптурой.

1 — C. subrotunda, 2 — C. fallacina, 3 — C. tournefortii, 4 — C. alutacea, 5 — C. pentagyna, 6 — C. ucrainica, 7 — C. leiomonogyna, 8 — C. pseudokyrtostyla.

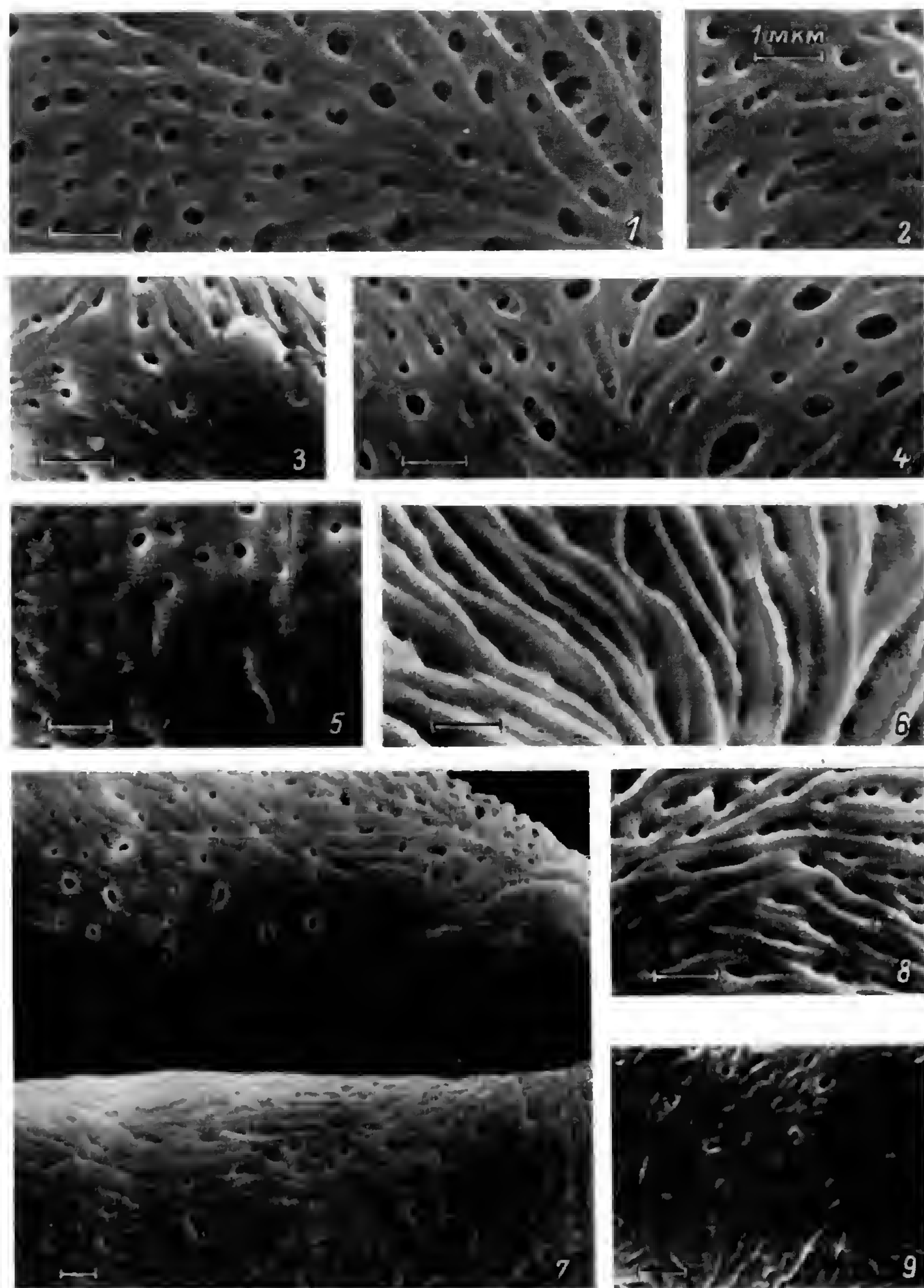


Таблица IV. Фрагменты пыльцевых зерен видов рода *Crataegus* с ячеисто-струйчатой скульптурой.

1 — C. subrotunda, 2 — C. taurica, 3 — C. ucrainica, 4 — C. pseudokyrtostyla; 5 — C. leiomonogyna, 6 — C. alutacea, 7 — C. pentagyna, 8 — C. popovii, 9 — C. klokovii.

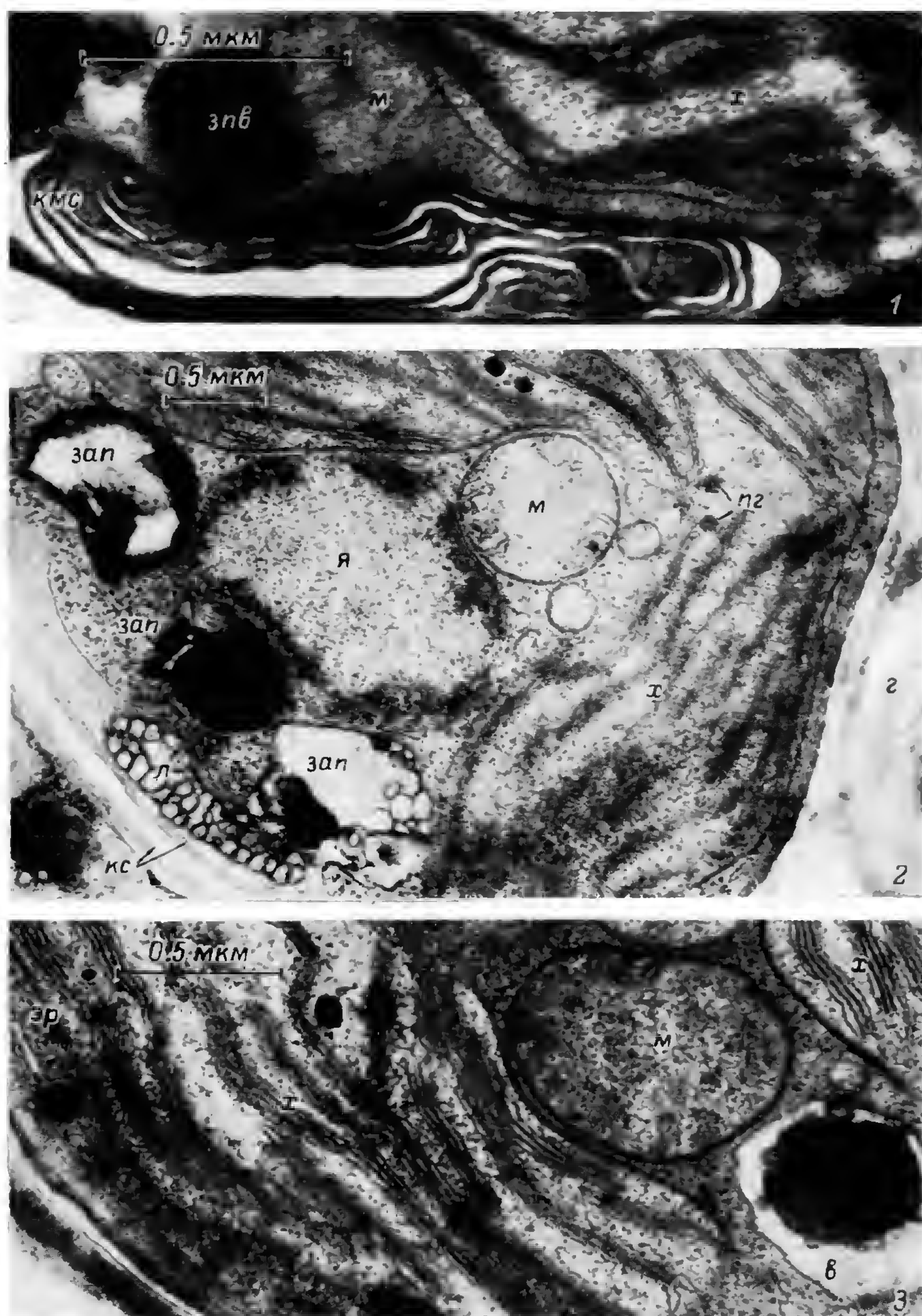


Таблица I. Фрагменты клеток *Coccomyxa* из лишайника в воздушно-сухом состоянии.

1 — участок водоросли, периферический слой; *2* — клетка водоросли, в верхнем левом углу соприкосновение ее с соседней клеткой водоросли, внизу — с гифой гриба (*г*); *3* — участок цитоплазмы клетки водоросли; *кмс* — концентрические миелиноподобные структуры; *х* — хлоропласт; *зпв* — запасное питательное вещество; *м* — митохондрия; *кс* — клеточная стенка; *я* — ядро; *л* — ломасома; *пг* — пластоглобулы; *зап* — запасные питательные вещества, находящиеся на разной стадии деградации; *эр* — эндоплазматический ретикулум; *в* — вакуоль.

К с. 1198

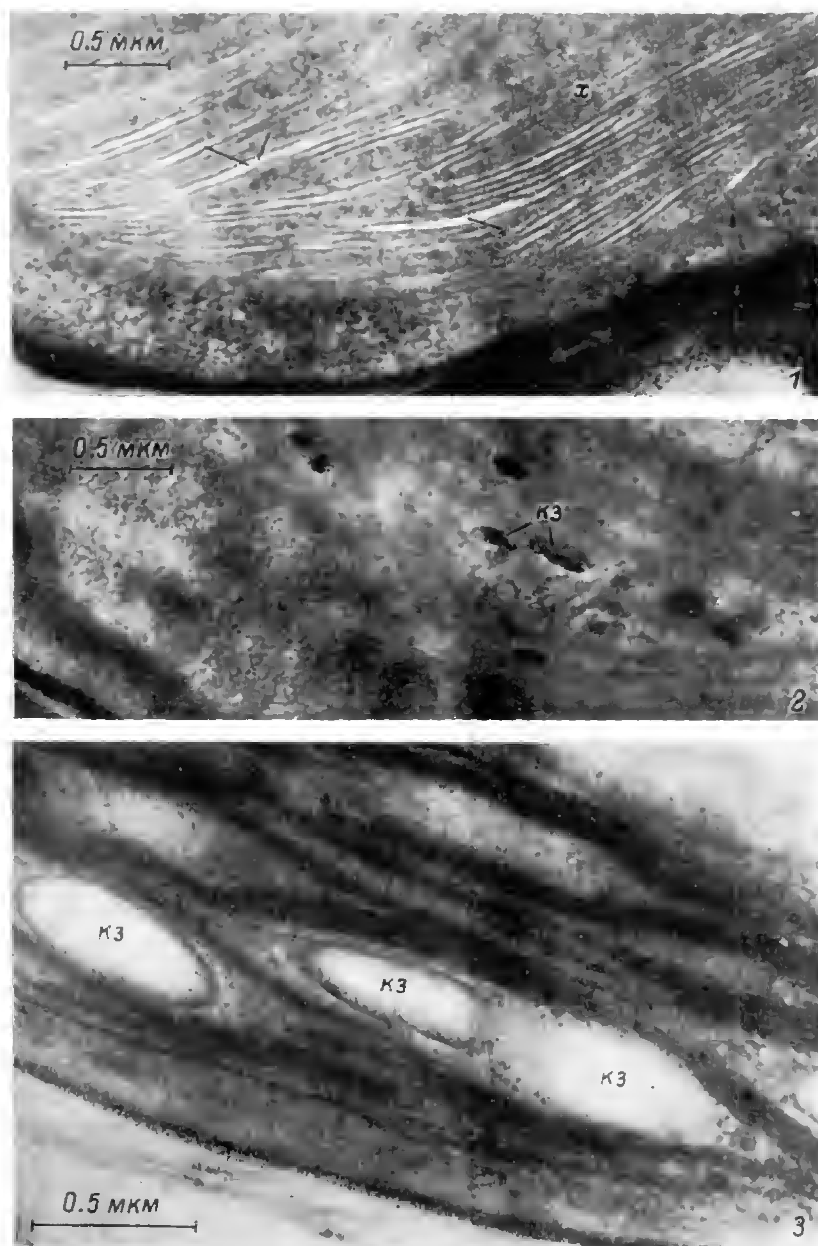


Таблица II. Фрагменты клеток *Coccomyxa*, подвергавшихся освещению в воздушно-сухом и увлажненном состояниях.

1 — участок хлоропласта водоросли в лишайнике, подвергавшемся освещению в воздушно-сухом состоянии: *стрелками* отмечены расширения полости тилакоидов; 2 — участок хлоропласта клетки *Coccomyxa* в лишайнике, подвергавшемся освещению в воздушно-сухом состоянии; 3 — участок хлоропласта клетки *Coccomyxa* в лишайнике, подвергавшемся освещению при увлажнении; *кз* — крахмальные зериа, *х* — хлоропласт.